Elektrophysiologische Untersuchungen zur Spektral- und Polarisationsempfindlichkeit an den Sehzellen von Calliphora erythrocephala

郭爱克 (Kuo, Ai-ke)

1979

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41547009_0009

Elektrophysiologische Untersuchungen zur Spektral- und Polarisationsempfindlichkeit an den Sehzellen von Calliphora erythrocephala

Inaugural - Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades der Fakultät für Biologie der Ludwig-Maximilians-Universität München

vorgelegt von 郭蔼克 (Kuo, Ai-ke)

aus Schen Jang (Provinz Liaoning) in China

München 1979

Gedruckt mit Unterstützung des Deutschen Akademischen Austauschdienstes

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

1. Berichterstatter: Prof.Dr. U. Smola

2. Berichterstatter: Prof.Dr.Dr.h.c. H. Autrum

Tag der mündlichen Prüfung: 20. 9. 1979

DISSERTATIONS– UND FOTODRUCK FRANK
8 München 2, Gabelsbergerstraße 15, Tel. 2 8 0 9 0 9 0

Mein herzlicher Dank gilt Herrn Prof.Dr. Ulrich Smola.
Er hat mich vom Anbeginn meiner Tätigkeit am Zoologischen Institut mit großem Eifer in die Technik und die Fragestellungen der Elektrophysiologie an den Sehzellen bei Insekten eingeführt. Ohne seine Kenntnisse und seine intensive Mithilfe bei den Experimenten und der Literaturarbeit hätte ich diese Arbeit nicht durchführen können. Sehr wertvoll für meine weitere wissenschaftliche Tätigkeit waren die oft bis in die späte Nacht dauernden Diskussionen.
Herr Dipl.Ing. Enger führte mich in die Programmierung und Datenverarbeitung ein. Seiner intensiven und freundschaftlichen Hilfe verdanke ich die schönen Ergebnisse der Spektralanalyse. Ihm sei herzlich dafür gedankt.
Fräulein Barbara Esser hat mir mit lobenswertem Eifer und großer Freundlichkeit bei meinen elektrophysiologischen Experimenten, bei den Arbeiten an der Fliegenzucht und bei der Zusammenstellung dieser Arbeit geholfen. Dafür danke ich ihr herzlich.

Besonders herzlich möchte ich dem weltbekannten Wissenschaftler Herrn Prof.Dr. Dr.h.c. Hansjochem Autrum danken. Sein Entgegenkommen ermöglichte mir die Arbeit in der von ihm begründeten "Sehphysiologie an Insektenaugen" an dem berühmten Zoologischen Institut der Universität München. Sein wohlwollendes Interesse an meiner Arbeit war für mich Ehre und Ansporn zugleich.

Inhaltsverzeichnis

A. Einleitung 1
B. Material und Methoden 8
1. Versuchstiere 8
2. Versuchsaufbau und Versuchsablauf 10
C. Ergebnisse 12
1. Allgemeine Angaben über die untersuchten Zellen 12
1.1 Einleitung 12
1.2 Ergebnisse 14
1.3 Diskussion 16
2. Untersuchungen zur spektralen Empfindlichkeit der zweigipfligen UV-Blau-Rezeptoren R7UB 18
2.1 Einleitung 18
2.2 Ergebnisse 19
2.2.1 Die spektrale Empfindlichkeit der R7UB in Abhängigkeit vom Einfallswinkel des Reizlichtes 19
2.2.2 Die spektrale Empfindlichkeit in Abhängigkeit vom Sehwinkel 22
2.2.3 Die spektrale Empfindlichkeit der R7UB in Abhängigkeit vom Geschlecht der untersuchten Fliegen 23
2.2.4 Untersuchungen zur spektralen Empfindlichkeit von R7 bei der Mutante "chalky" von C. erythrocephala 24
2.3 Diskussion 25
3. Die Polarisationsempfindlichkeit der Sehzellen im Fliegenauge in Abhängigkeit von der Wellenlänge des Lichtes 30
3.1 Einleitung 30
3.2 Ergebnisse 33
3.2.1 Die Polarisationsempfindlichkeit von R1-6 in Abhängigkeit von der Wellenlänge des Lichtes 33
3.2.2 Untersuchungen zur Phasenlage der bei verschiedenen Wellenlängen gemessenen PS-Kurven ($\cos^2$-Funktion) 36
3.2.3 Die Polarisationsempfindlichkeit von R7UB und R8G in Abhängigkeit von der Wellenlänge des Lichtes 37
3.3 Diskussion 39
4. Die Abhängigkeit der Spektral- und Polarisationsempfindlichkeit vom Alter der untersuchten Fliegen 47
4.1 Einleitung

4.2 Ergebnisse 49
4.2.1 Die spektrale Empfindlichkeit von R1-6 in Abhängigkeit vom Alter der Fliegen 49
4.2.2 Die spektrale Empfindlichkeit von R7UB in Abhängigkeit vom Alter der Fliegen 56
4.2.3 Vergleichende Untersuchungen zur Abhängigkeit der spektralen Empfindlichkeit vom Alter beim Wildtyp und der "Chalky"-Mutante von C. erythrocephala 57
4.2.4 Die Abhängigkeit der Polarisationsempfindlichkeit der R1-6 vom Alter der Fliegen 58
4.2.5 Die Abhängigkeit der Polarisationsempfindlichkeit der R7UB vom Alter der Fliegen 61
4.3 Diskussion 61
4.3.1 Die Altersabhängigkeit der spektralen Empfindlichkeit 61
4.3.2 Die Altersabhängigkeit der Polarisationsabhängigkeit 69
5. Fourier-Spektralanalyse des Quantenrauschens im Belichtungspotential der Sehzellen R1-6 in Abhängigkeit von der Wellenlänge des Lichtes 73
5.1 Einleitung 73
5.2 Ergebnisse 74
5.3 Diskussion 76
D. Zusammenfassende Diskussion 78
E. Zusammenfassung 80
F. Literaturverzeichnis 86
G. Anhang (Pascal Programm) 93
H. Bildteil B 1 - B 68

Bemerkung: Die zahlreichen Abbildungen sind einer besseren Übersicht wegen in einen am Schluß dieser Arbeit zusammengefaßten Bildteil eingeordnet worden.

A. Einleitung

Aus neuro- und sinnesphysiologisch orientierten Arbeiten in den vergangenen Jahrzehnten geht deutlich hervor, daß bei der Erforschung komplexer Systeme insbesondere zwei Arbeitsweisen eine große Bedeutung erlangt haben:

1. die Analyse von Systemen nach dem kybernetischen "black-box"-Verfahren und
2. die Analyse eines komplexen Systems über die Erforschung der Eigenschaften aller Systemelemente.

Das erste Vorgehen beschränkt sich zunächst auf die Erforschung und die formelhafte Beschreibung der Eingangs- und Ausgangsbeziehungen eines Systems (input-output-relation). Erst anschließend werden die Strukturen ermittelt, die die gefundenen Eingangs-Ausgangsbeziehungen realisieren können. Die oft große Anzahl solcher Strukturen, die in der Lage sind, ein-und-dieselbe Beziehung zu realisieren, kann verringert werden, wenn bekannte morphologische Strukturen des untersuchten Systems berücksichtigt werden. Bei diesem Vorgehen kann die reale Funktionsstruktur nur näherungsweise nachgebildet werden (Systemanalyse durch Hypothese).

Der andere, zweite Weg beginnt mit der Erforschung von Struktur (Morphologie) und Funktion (Physiologie) eines sinnes- und neurophysiologischen Systems. Dabei werden die Eigenschaften der auf einem bestimmten

Organisationsniveau ausgewählten Systemelemente (z.B. Sinnes- und Nervenzellen) des zu untersuchenden Systems bestimmt. Gelingt es, die Funktionen der einzelnen Elemente genau zu beschreiben, kann mit Hilfe der ebenfalls als bekannt vorausgesetzten Architektur des Systems (Morphologie der einzelnen Elemente sowie ihre Verknüpfungen untereinander) die Funktionsstruktur ermittelt werden, die dem realen System zugrunde liegt (Systemanalyse durch Synthese). Dieses Vorgehen steht dem Biologen viel näher als das zuerst genannte. Bei ihm wird die für das Lebendige so notwendige und charakteristische Einheit von Struktur und Funktion weitaus besser gewahrt als bei dem "black-box"-Verfahren, dessen Vorteil ja gerade darin besteht, funktionelle Zusammenhänge ohne Bindung an vorgegebene Strukturen zu entwerfen.

Die Wahl eines der angegebenen Verfahren wird im allgemeinen stärker durch den Organisationsgrad (Komplexität) des zu untersuchenden sinnes- und neurophysiologischen Systems bestimmt als durch die Neigungen des Forschers. Hochorganisierte Funktionsstrukturen sind an zahllose Sinnes- und Nervenzellen gebunden. Sollen solche, hochentwickelten Verhaltensleistungen zugrunde liegende Systeme analysiert werden, dann ist das "black-box"-Verfahren die Methode der Wahl. Denn die bis heute entwickelten Methoden der Struktur- bzw. Systemforschung erlauben es nicht, bis ins Detail zu ermitteln,

wie die Sinnes- und Nervenzellen eines hochkomplexen Systems miteinander strukturell und funktionell verbunden sind. Die Nervensysteme der Wirbeltiere sind solche hochkomplexen Gebilde. So enthält z.B. das menschliche Gehirn ca. 10^{10} - 10^{12} Nervenzellen (Blinkov & Glezer, 1968). Auf der anderen Seite, bei Nervensystemen mit nur wenigen 100 - 1000 Neuronen (z.B. Coelenteraten, niedere Würmer) ist dagegen das zweite Vorgehen angebracht. Wegen der gering entwickelten Verhaltensleistungen solcher Tiere sind jedoch nur Funktionsstrukturen bzw. -prinzipien zu erwarten, die sich wegen ihres geringen Organisationsgrades deutlich von denen in höher organisierten Nervensystemen unterscheiden.

Es lassen sich jedoch Bedingungen angeben, die ein hochkomplexes Nervensystem erfüllen muß, damit eine Analyse nach dem zweiten Vorgehen aussichtsreich ist:

1. Das System ermöglicht hochentwickelte Verhaltensleistungen, besteht also aus diesem Grunde aus einer sehr großen Anzahl von Sinnes- und Nervenzellen.
2. Das System ist aus sich periodisch wiederholenden, strukturell und funktionell gleichen oder ähnlichen Untereinheiten aufgebaut.

Die Struktur- und Funktionsanalyse der aus relativ wenigen Zellen aufgebauten Untereinheiten ermöglicht

dann die schrittweise Analyse des Gesamtsystems, wobei das die Einheit von Struktur und Funktion bewahrende Vorgehen möglich ist.

Solche Systeme sind tatsächlich in der Natur verwirklicht worden. Wir finden sie vornehmlich in den visuellen Systemen vieler Arthropoden. Insbesondere bei einigen flugfähigen Insekten ist das visuelle System eng mit einem erstaunlich hochentwickelten Verhalten korreliert (z.B. bei einigen Odonaten, Dipteren und Hymenopteren). Die starre Anordnung des Komplexauges sowie die Forderung, optische Signale aus nahezu allen Richtungen gleichzeitig zu empfangen und zu verarbeiten, haben im Laufe der Evolution zu mächtig entwickelten visuellen Systemen geführt; für sie ist eine geradezu phantastisch anmutende Präzision und Regelmäßigkeit in der Ausführung und repetitiven Anordnung der Untereinheiten sowie bei deren Verknüpfungen untereinander charakteristisch (Strausfeld, 1976). Das oft starre, aber dennoch umfangreiche und hochentwickelte Verhaltensrepertoire solcher Insekten sowie die relativ übersichtliche Architektur ihrer visuellen Systeme bieten einzigartige Voraussetzungen für eine "Analyse durch Synthese". Hier besteht die begründete Hoffnung, daß sich bei einem solchen Vorgehen im visuellen System der Insekten allgemeine Funktionsstrukturen nachweisen lassen, die sich z.B. bei den Wirbeltieren in der (scheinbar?) chaotischen strukturellen Organisation auf Zellebene (und auch wegen der

weitaus größeren Zahl an Sinnes- und Nervenzellen) nicht mehr auffinden lassen.

Die ersten Versuche zur Analyse des visuellen Systems wurden (unter Verwendung der optomotorischen Verhaltensreaktionen) mittels des "black-box"-Verfahrens durchgeführt (z.B. Hassenstein & Reichardt, 1956; Reichardt, 197o). Die in den "black-boxes" postulierten Funktionsstrukturen eignen sich zwar zur Beschreibung des untersuchten Sachverhaltes, haben sich aber bis heute ausnahmslos nicht direkt, d.h., auf anatomischer Ebene nachweisen lassen. Das ist wohl auch der Grund dafür, daß die Euphorie über ein solches Vorgehen bei der Analyse von komplexen Systemen offensichtlich verflogen ist. Vielmehr hat sich - wie eine stetig anwachsende Flut von wissenschaftlichen Arbeiten seit dem Beginn der 6Oer Jahre zeigt - die Erkenntnis durchgesetzt, daß das Nervensystem der Insekten, insbesondere aber ihr visuelles System, nur über eine umfassende Struktur- und Funktionsanalyse der Sinnes- und Nervenzellen adäquat zu beschreiben ist. Dieses Vorgehen führt naturgemäß zu sehr präzisen Fragestellungen, die sich - wie die Lichtstrahlen einer Sammellinse - punktförmig auf ein Detail der untersuchten Sinnes- oder Nervenzelle konzentrieren. Solche Untersuchungen über die Seh- und Nervenzellen des visuellen Systems sind - manchmal im direkten Zusammenhang mit dem Verhalten - in den letzten Jahren in großer Zahl erschienen; einige dieser

an Bienen und Fliegen durchgeführten Untersuchungen seien hier zitiert: Burkhardt & Wendler (1960), Burkhardt (1962), Autrum & v. Zwehl (1964), Langer (1965, 1967), Kirschfeld (1966, 1969), Kirschfeld & Franceschini (1968), Melamed & Trujillo-Cenóz (1968), Scholes (1969), Boscheck (1971), Eckert (1971, 1973), Smola & Gemperlein (1972), Snyder & Miller (1972), Snyder et al. (1973), Kirschfeld & Snyder (1975), Wehner et al. (1975), Smola (1975), Heisenberg & Buchner (1977), Stark et al. (1977), Kirschfeld et al. (1978), Hardie et al. (1979), Smola & Meffert (1979), Smola & Tscharntke (1979), Minke & Kirschfeld (1979).

Aus diesen Arbeiten geht hervor, daß sowohl Struktur wie Funktion der Seh- und Nervenzellen durch eine erstaunlich große Anzahl von Faktoren bestimmt werden.

Bei der Durchsicht der angegebenen Arbeiten fällt weiterhin auf, daß bisher vorwiegend der statische (biochemische und biophysikalische) Aspekt bei der Funktionalanalyse gesehen wurde. Der für eine umfassende Funktionalanalyse von Nervensystemen überaus wichtige dynamische (biokybernetische) Aspekt ist dagegen nur in wenigen Arbeiten behandelt worden, z.B.: Leutscher-Hazelhoff & Kuiper (1964), Pinter (1966), deVoe (1967), Smola & Gemperlein (1972), Järvilehto & Zettler (1973), Smola (1976), Leutscher-Hazelhoff (1975), Enger & Smola (1977), French & Järvilehto (1978).

Diesem dynamischen Aspekt galt mein vorwiegendes Interesse zu Beginn meiner Untersuchungen an den Sehzellen bei der Schmeißfliege Calliphora erythrocephala. Ich wollte mit der vergleichenden Analyse des quantenbedingten Rauschens im Belichtungspotential der peripheren Sehzellen R1-6 und der zentralen Sehzellen R7 und R8 die Unterschiede im zeitlichen Übertragungsverhalten zwischen diesen beiden Sehzellgruppen messen. Es zeigte sich jedoch, daß die für eine dynamische Analyse notwendigen festen Randbedingungen teilweise unbekannt waren und erst von mir bestimmt werden mußten. Dazu führte ich folgende Untersuchungen bei C. erythrocephala durch:

1. Untersuchungen über die spektrale Empfindlichkeit der zentralen Sehzellen in Abhängigkeit von einigen geometrisch-optischen Parametern des Reizlichtes sowie vom Geschlecht und der Augenpigmentierung der Fliegen,
2. Untersuchungen über die Polarisationsempfindlichkeit der Sehzellen in Abhängigkeit von der Wellenlänge des Lichtes,
3. Untersuchungen über die spektrale und Polarisations-Empfindlichkeit der Sehzellen in Abhängigkeit vom Alter der unter bisher üblichen Bedingungen aufgezogenen Fliegen,
4. Fourier-Spektralanalyse des Quantenrauschens im Belichtungspotential der Sehzellen R1-6 in Abhängigkeit von der Wellenlänge des Lichtes.

B. Material und Methoden

Bei den vorliegenden Untersuchungen wurden das Material und die Methoden verwendet, die in der Dissertation von Meffert (1978) ausführlich beschrieben worden sind. Es sollen deshalb hier nur Angaben gemacht werden zur Aufzucht der Fliegen, da diese einen großen Einfluß auf die Eigenschaften der Sehzellen haben kann. Weitere Angaben zu den Methoden werden nur gemacht, wenn diese von denen abweichen, die bei Meffert (1978) angegeben wurden.

1. Versuchstiere

Als Untersuchungsobjekte dienten männliche Schmeißfliegen Calliphora erythrocephala aus der Zucht des Instituts. Die Augenpigmentierung war normal (Wildtyp). Die Aufzucht der Fliegen erfolgte nach folgendem Programm: Die Maden von C. erythrocephala entwickelten sich auf einer Mischung von feuchtem Sägemehl und frischem Pferdefleisch (Skelettmuskel). Nach 1o Tagen wurde das Fleisch entfernt, worauf die Verpuppung der Maden erfolgte. Nach weiteren 1o Tagen wurden die Puppen aus dem verbliebenen Sägemehl ausgesiebt. Die Puppen wurden unmittelbar danach in die vorbereiteten Fliegenkästen überführt, wo die Fliegen nach ca. 2-3 Tagen schlüpften. Um das Alter der geschlüpften Fliegen genau bestimmen zu können, wurde der Behälter mit den noch nicht geschlüpften Fliegen in halbtägigem Abstand in andere, noch leere Fliegen-

kästen überführt. Auf diese Weise konnte das Alter der geschlüpften Tiere mit einer Genauigkeit von o,5 Tagen angegeben werden. Als Futter erhielten die frisch geschlüpften Fliegen zunächst Wasser und Zucker. Um ein Verkleben der Flügel zu vermeiden, erhielten die Fliegen zusätzlich zu der bisher angebotenen Nahrung erst am 5. Tag nach dem Schlüpfen einen aus Wasser und Fukopoll hergestellten Brei. Fukopoll (Fa. Fuko, Ulm) setzt sich zusammen aus:

5o % feinstvermahlenem, teilentfettetem Sojamehl,
3o % feinstvermahlenem, entfettetem Sojamehl,
1o % Sprühmagermilchpulver und
1o % Hefe.

Dr. Schwemmer von der Universität Bochum, Lehrstuhl für Tierphysiologie, hat freundlicherweise die Rhodopsinkonzentration in den Rhadomeren der mit diesem Futter aufgezogenen Fliegen mikrospektrophotometrisch bestimmt. Die Messungen konnten nur an der weißäugigen Mutante von C. erythrocephala durchgeführt werden. Die Ergebnisse lassen sich jedoch auch auf den Wildtyp übertragen. Nach diesen Messungen besitzen die für die vorliegenden Untersuchungen verwendeten Fliegen eine Rhodopsin-Konzentration von ca. 2o - 23 %. Dieser Wert ergibt sich aus dem Vergleich mit der Rhodopsin-Konzentration bei Fliegen, die auf einem Vitamin-A-reichen Medium aufgezogen wurden und deren Konzentration gleich 1oo % gesetzt wird.

2. Versuchsaufbau und Versuchsablauf

Um eine Helladaptation der Sehzellen zu vermeiden, wurden die Fliegen bei Rotlicht präpariert, nachdem sie ca. 3o Minuten im Dunkeln aufbewahrt worden waren. Auch die frisch angestochenen Sehzellen wurden nach der mit Hilfe von weißem Licht erfolgten optimalen Ausrichtung der Lichtquelle ca. 6o Sekunden mit intensivem Rotlicht bestrahlt (λ = 657 nm). Dabei konnte ein schwaches Belichtungspotential von ca. 1-3 mV beobachtet werden. Wie z.B. in Hamdorf (1979) angegeben ist, führt die Bestrahlung mit Rotlicht dazu, daß das bei der Präparation und dem Aufsuchen der Zelle eventuell gebildete Metarhodopsin wieder in das Rhodopsin übergeführt wird.

Um den Zusammenhang der Kennlinien mit der spektralen Empfindlichkeit zu erhalten, wurden die Kennlinien der angestochenen Sehzellen bei einer Wellenlänge von λ = 499 nm bestimmt.

Die Messung der Polarisationsempfindlichkeit erfolgte in Schritten von 20^{o}, in einigen Fällen in Schritten von 10^{o}.

Besondere Aufmerksamkeit wurde den Eigenschaften der verwendeten Xenon-Hochdrucklampe XBO 150 W-1 (Fa. Osram) und der Polarisationsfolie P-UV 2 (Fa. Käsemann) gewidmet. Um Einflüsse durch die Alterung dieser

Elemente auf die gemessenen spektralen und Polarisationsempfindlichkeiten zu vermeiden, wurden sowohl das Lampenspektrum als auch die spektrale Durchlässigkeit der Polarisationsfolie mehrmals gemessen. Die Figuren 1 und 2 zeigen den Einfluß des Betriebsalters auf die Eigenschaften der Lampe und der Polarisationsfolie während des Versuchszeitraumes. Da er sehr gering ist, braucht er bei den Berechnungen zur Spektral- und Polarisationsempfindlichkeit nicht berücksichtigt zu werden.

C. Ergebnisse

1. Allgemeine Angaben über die untersuchten Zellen

1.1 Einleitung

Die meßbaren Eigenschaften wie z.B. die Spektral- und Polarisationsempfindlichkeit einer von Mikrokapillaren angestochenen Zelle sind sehr stark vom Erhaltungszustand der Zelle abhängig. Deshalb ist es notwendig, Messungen nur an gut erhaltenen Sehzellen durchzuführen und nur solche Meßwerte in die Auswertung einzubeziehen. Aussagen über den Erhaltungszustand einer angestochenen Zelle lassen sich u.a. aus der maximal möglichen Amplitude des Belichtungspotentials und dem Verlauf des Ruhepotentials während der Versuchszeit machen. Diese beiden Charakteristika sollten bestimmte, mehr oder weniger aus der Erfahrung erschlossene Minimalforderungen erfüllen. Die Bedeutung dieser beiden Parameter für die Gültigkeit der aus den Meßergebnissen gezogenen Schlußfolgerungen ist allgemein bekannt, dennoch finden sich in fast allen Arbeiten über intrazelluläre Messungen an Sehzellen keine oder nur unbedeutende Angaben über den Verlauf des Ruhepotentials. Dagegen werden in einigen Arbeiten Angaben über das maximale Belichtungspotential gemacht, das dem Sättigungspotential der Kennlinie gleichgesetzt werden kann.

Tab. 1 vermittelt einen Eindruck über die mit den üblichen Präparations- und Ableitmethoden erreichten maximalen Potentiale aus den Sehzellen der Fliegen.

Jahr	Autor	max. Belichtungspotential in mV
1962	Burkhardt	50
1966	Kirschfeld	60
1969	Zettler	42*
1969	Scholes	60
1972	Dörrscheidt-Käfer	50
1972	McCann & Arnett	58*
1976	Ramjzoo & Hamdorf	40*
1978	Laughlin & Hardie	43*

Tab. 1: Die von verschiedenen Autoren angegebenen maximalen Belichtungspotentiale aus den Sehzellen von Calliphora oder Musca. Die ohne * gemachten Angaben wurden ausdrücklich als maximale Potentiale bezeichnet, die mit * versehenen Angaben stammen aus Darstellungen, die als typisch vorgestellt wurden. Es kann angenommen werden, daß solche Darstellungen besonders ausgewählte, d.h., gute Potentiale enthalten.

Die aufgeführten maximalen Potentiale spiegeln den Stand der Ableitungstechnik wider. In keinem Fall überschreitet das maximale Belichtungspotential den Wert von 6o mV. Damit die in dieser Arbeit vorgelegten Ergebnisse mit dem Zustand der Zellen korreliert werden können, werden die maximalen Potentiale der untersuchten Sehzellen und ein typischer Zeitverlauf des Ruhepotentials angegeben.

1.2 Ergebnisse

Fig. 3a-c zeigen den typischen Verlauf des Ruhepotentials einer angestochenen Zelle vom Typ R1-6. Die Zeit vom Beginn bis zum Ende der Messung beträgt ca. 4o Minuten. In dieser Zeit wurden, wie auf dem Schreiberprotokoll verzeichnet ist, die Messungen für die Kennlinie, die spektrale und die Polarisationsempfindlichkeit durchgeführt. Die Polarisationsempfindlichkeit wurde für verschiedene Wellenlängen des Reizlichtes ermittelt. Bei jeder dieser Meßreihen wurden vor dem Beginn der Drehung des Polfilters (von 0^{o} - 180^{o} in Schritten von 10^{o}) ca. 7 - 1o Adaptionsreize auf die Sehzelle gegeben. Der Einstichvorgang, das Aufsuchen der Zelle mit Hilfe von kurzen Weißlichtreizen sowie die Identifikation der Sehzelle mit Hilfe von 3 monochromatischen Testreizen (Smola & Meffert, 1979) kann dem Verlauf des Ruhepotentials nicht entnommen werden, da der Papiervorschub des Schreibers aus Gründen der Papierersparnis nur während der eigentlichen Messungen eingeschaltet wird. Da der Schreiber schnellen Potentialänderungen nicht folgen kann, können die in den Fig. 3a-c registrierten Amplituden nur ein vager Hinweis auf die tatsächliche Amplitude des Belichtungspotentials sein; diese wird gleichzeitig vom Schirm des Oszillographen abphotographiert. Insgesamt zeigt der Verlauf des Ruhepotentials nur sehr geringe Schwankungen während der Versuchs- bzw. Meßdauer. Das

ist ein - wie die Erfahrung zeigt - sicherer Hinweis dafür, daß sich die Funktionsfähigkeit der untersuchten Zelle, insbesondere die Funktion der das Ruhepotential generierenden Ionenpumpen in der Sehzellmembran während der Messungen nicht geändert hat. Daraus kann weiter geschlossen werden, daß die Zelle beim Anstichvorgang und während der Messungen gar nicht oder nur unwesentlich verletzt worden ist. Das heißt, daß die gemessenen Eigenschaften identisch mit jenen sind, die die Sehzellen bei völlig intakten Fliegen besitzen. Für die Auswertung wurden nur solche Zellen herangezogen, bei denen das Ruhepotential keine oder nur sehr geringe Schwankungen aufwies, d.h., die einen Potentialverlauf zeigten, wie er den Fig. 3a-c entnommen werden kann.

Weitere Aussagen über die "Güte" einer angestochenen Sehzelle lassen sich über das maximale Belichtungspotential, d.h., das Sättigungspotential der Kennlinie machen. Das maximale Belichtungspotential ist ein Grenzwert der angestochenen Zelle, der weder mit einer anderen Reizapparatur noch mit einem anderen, eventuell intensiveren Reizlicht überschritten werden kann. Die maximale Amplitude ist einzig abhängig vom Zustand der Zelle vor dem Einstechen (unbekannte, potentielle Maximalamplitude) und vom Zustand nach dem Einstechen. Eine gemessene, hohe Maximalamplitude wird der unbekannten, potentiellen Maximalamplitude näher stehen als eine niedrige, ja ihr unter Umständen gleichen. Hohe Maximalamplituden zeigen

daher an, daß die Funktionsfähigkeit der Zelle durch den Einstich- und Ableitvorgang nur wenig oder gar nicht beeinträchtigt ist. Fig. 4 zeigt die Maximalamplituden aller im Zeitraum vom 28. 5. 1978 - 1. 1o. 1978 zur Auswertung verwendeten Zellen R 1-6. Der mittlere Wert für die Maximalamplitude ergibt sich zu 66,6 $\pm$ 6,6 (S.A.)mV. Der bei den Untersuchungen gefundene höchste Wert für die Maximalamplitude beträgt 81,6 mV. Er ist damit weitaus höher als die in der Literatur angegebenen Werte für das maximale Belichtungspotential aus den Sehzellen der Fliegen.

1.3 Diskussion

Der in den Fig. 3a-c angegebene Verlauf des Ruhepotentials läßt keinen Vergleich mit entsprechenden Potentialen anderer Autoren zu, da bisher dazu keine Angaben gemacht wurden. Ein solcher schwankungsloser Potentialverlauf ist notwendig, damit das Ruhepotential z.B. während der Messungen zur Polarisationsempfindlichkeit nicht "wegläuft". Solche "weglaufenden" Potentiale sind z.B. recht gut zu sehen in Menzel & Snyder (1974, Fig. 4a) und in Hardie et al. (1979, Fig. 4b). Die Aussagen aus solchen Messungen sollten mit großer Vorsicht betrachtet werden, da die relativ schnellen Änderungen des Ruhepotentials auf Änderungen der Funktionsfähigkeit hinweisen.
Man vergleiche die angegebenen Abbildungen mit den in dieser Arbeit abgebildeten Messungen zur Polarisationsempfindlichkeit (Fig. 15 - 25) und man wird verstehen,

daß ein Verlauf des Ruhepotentials, wie er in den Fig. 3a-c gezeigt wird, gerade bei Messungen notwendig ist, bei denen kleine Änderungen des Belichtungspotentials erfaßt werden sollen.

Aus der Tab. 1 geht hervor, daß die von verschiedenen Autoren angegebenen Maximalamplituden des Belichtungspotentials in keinem Fall den Wert von 60 mV überschreiten. Das hat dazu geführt, daß für die maximalen Belichtungspotentiale bei der Fliege im allgemeinen 60 mV angenommen werden. Da bei Evertebraten-Sehzellen Ruhepotentiale von 70 - 80 mV gemessen wurden (Autrum, 1979), konnte angenommen werden, daß bei der Fliege bei maximaler Reizung der Sehzelle die Depolarisation niemals die Nullinie erreicht bzw. überschreitet. Die in dieser Arbeit wahrscheinlich aufgrund einer verbesserten Elektrodentechnik erreichten hohen Maximalamplituden (Fig. 4) sind signifikant höher als die bisher bekannten. Daraus kann geschlossen werden, daß sie dem tatsächlichen maximalen Belichtungspotential (der völlig intakten Sehzellen) näher kommen als die bisher bekannten Angaben anderer Autoren. Insbesondere die Potentiale, die größer als 80 mV sind (Fig. 4), zeigen, daß auch bei den Sehzellen der Fliege die Depolarisation die Nullinie überschreiten kann und positive Potentiale erreicht werden können (Umkehrung der Polarität der Sehzellmembran bei Reizung mit hohen Lichtintensitäten), wie es auch vom Verlauf eines Nervenaktionspotentials her bekannt ist.

Die sehr hohen Maximalamplituden der ausgewerteten Sehzellen zeigen weiterhin, daß die durch den Einstich- und Ableitvorgang hervorgerufenen schädigenden Einflüsse sehr gering sein müssen. Die Meßergebnisse sind daher mit einem geringen Fehler behaftet, was zur Sicherheit der Aussagen ganz wesentlich beiträgt, besonders in den Fällen, wo geringe Änderungen des Belichtungspotentials eine große Bedeutung besitzen können (z.B. Messungen zur Polarisationsempfindlichkeit).
Ferner sind die hohen Maximalamplituden auch ein Hinweis dafür, daß die Dekapitation bei der Präparation keinen Einfluß auf die Funktionsfähigkeit der Sehzellen ausübt.

2. Untersuchungen zur spektralen Empfindlichkeit der zweigipfligen UV-Blau-Rezeptoren R7UB

2.1 Einleitung

Zweigipflige UV-Blau-Rezeptoren im Fliegenauge wurden zum ersten Male von Burkhardt (1962) angegeben. Smola & Meffert (1976, 1979) haben diesen Rezeptortyp ausführlich beschrieben und ihn als Zelltyp R7 identifizieren können. Sie zeigten, daß das Verhältnis von spektraler Empfindlichkeit im UV (344 nm) zu der im Blauen (443 nm) stark schwanken kann, daß aber das Blau-Maximum stets als ausgeprägter "Gipfel" in der Empfindlichkeitskurve zu erkennen ist (Smola & Meffert, 1979; Fig. 2 und 3).

Im Gegensatz zu diesen Untersuchungen stehen die Befunde von Hardie et al. (1979). Sie fanden anstelle einer zweigipfligen UV-Blau-Empfindlichkeit (UB-Empfindlichkeit, UB-Charakteristik) nur eine UT-Empfindlichkeit (eingipflige UV-Empfindlichkeit mit einer angehobenen Empfindlichkeit im Blaubereich, jedoch ohne einen Gipfel bzw. "Peak" im Blauen; s. Hardie et al., 1979, Fig. 2 und 3). Das ausgeprägte Maximum im Blauen wird von ihnen als Artefakt angesehen, das nur das Ergebnis einer "off-axis stimulation" sein soll. Bei eigenen Untersuchungen wurden, wie bei Smola & Meffert (1979) angegeben, unter den R7 nur UV- oder UV-Blau-Rezeptoren gefunden. Keine der zahlreichen durchgemessenen R7 besaß die von Hardie et al. (1979) angegebene UT-Empfindlichkeit. Um die Ursachen für diesen Widerspruch zu finden, wurden Untersuchungen an zweigipfligen UV-Blau-Rezeptoren (R7UB) in Abhängigkeit vom Einfallswinkel des Reizlichtes und vom Sehwinkel sowie vom Geschlecht und der Augenpigmentierung der untersuchten Fliegen durchgeführt.

2.2 Ergebnisse

2.2.1 Die spektrale Empfindlichkeit der R7UB in Abhängigkeit vom Einfallswinkel des Reizlichtes

Hardie et al. (1979) bezeichnen alle zweigipfligen UV-Blau-Empfindlichkeiten als das Ergebnis von "off-axis stimulation" ("off-axis stimulation" liegt vor, wenn die Richtung des Reizlichtes nicht mit der optischen Achse

des Rhabdomers der angestochenen Sehzelle übereinstimmt. Bei "on-axis stimulation" dagegen fallen die Richtung des Reizlichtes und die optische Achse des Rhabdomers zusammen). Deshalb wurde zunächst geprüft, ob bei den vorliegenden Untersuchungen zur spektralen Empfindlichkeit von R7 "on-" oder "off-axis"-Bedingungen vorgelegen haben. Dazu wurde folgendermaßen verfahren: Nach dem Anstechen und dem Identifizieren mit Hilfe von 3 monochromatischen Testreizen wurde zunächst die Einstellung der Lichtquelle aufgesucht, bei der mit UV-Licht (334 nm) maximale Antworten erhalten werden konnten. Die Vertikal- (V_{UV}) und Horizontalkomponente (H_{UV}) des Schwenkarmes (an dem die Lichtquelle angebracht war) wurden notiert. Anschließend wurde diese Prozedur mit Blaulicht (443 nm) wiederholt; wiederum wurden die Komponenten (V_B und H_B) notiert, bei denen mit den blauen Testreizen maximale Antworten erhalten werden konnten. Es zeigte sich, daß bei allen R7UB die verwendeten Testlichter gleiche Einstellungen ergaben, unabhängig davon, ob es sich um UV- oder Blaulicht handelte, d.h., $H_{UV} = H_B$ und $V_{UV} = V_B$.
Dieses Ergebnis ist zu erwarten, wenn die Einstellungen für die "on-axis"-Bedingungen unabhängig von der Wellenlänge des Lichts sind.
Aus den Fig. 5 und 6 können diese Einstellungen für 5 R7UB entnommen werden. Die geringen Abweichungen liegen im Bereich der Einstell- und Ablesegenauigkeit.

Aus diesem Ergebnis kann geschlossen werden, daß sowohl bei den Einstellungen mit UV-Licht als auch bei Blaulicht "on-axis stimulation" stattgefunden hat. Die bei diesen Einstellungen gemessenen spektralen Empfindlichkeiten sind mithin "on-axis"-Empfindlichkeiten. Sie zeigen alle die für die R7UB charakteristische zweigipflige Empfindlichkeit mit den ausgeprägten Maxima im UV (ca. 35o nm) und im Blauen (ca. 44o nm).

Hardie et al. (1979, Fig. 3) zeigen, daß bei ihren Versuchsbedingungen die UT-Charakteristik der R7 in eine UB-Charakteristik übergeht, wenn die spektrale Empfindlichkeit bei "off-axis"-Bedingungen bestimmt wird. Um diese Angabe mit den vorliegenden Versuchsbedingungen zu überprüfen, wurde die spektrale Empfindlichkeit bei einigen R7UB sowohl bei "on"- als auch bei "off-axis"-Bedingungen gemessen.
Fig. 5 c, d und Fig. 6 zeigen die Ergebnisse. In allen Fällen bleibt das Blau-Maximum erhalten; bei den vorliegenden Versuchsbedingungen kann es also nicht das Ergebnis einer "off-axis stimulation" sein. Geringe Abweichungen von den "on-axis"-Bedingungen (5^{o} in Fig. 6) ändern die spektrale Empfindlichkeit nur geringfügig. Starke Abweichungen (10^{o} bzw. 20^{o} in Fig. 5 c,d und Fig. 6) führen zwar zu Veränderungen der Spektralempfindlichkeit, der Blaugipfel bleibt jedoch in allen Fällen erhalten (s. a. Mimura, 1978). Es muß festgehalten werden, daß "off-axis stimulation" bei Abweichungen

von mehr als 10^{o} wegen des geringen Öffnungswinkels der Sehzellen beim Wildtyp praktisch nicht durchzuführen sind.

Fig. 6 enthält neben den spektralen Empfindlichkeiten die entsprechenden Kennlinien der R7UB, wie sie bei einer Abweichung von 5^{o} bzw. 10^{o} gemessen werden konnten. Bei dem größeren Winkel gelangt wenig Licht in das Rhabdomer der angestochenen Sehzelle; die Kennlinie wird daher nach rechts verschoben. Diese scheinbare Empfindlichkeitsverminderung (im Vergleich zu der mit 0^{o} Abweichung, d.h. bei "on-axis"-Bedingungen aufgenommenen Kennlinie) hat jedoch bei kleinen Abweichungen keinen Einfluß auf die spektrale Empfindlichkeit.

2.2.2 Die spektrale Empfindlichkeit in Abhängigkeit vom Sehwinkel (visual angle, angle of acceptance)

Die geometrischen Eigenschaften einer Lichtquelle sowie ihre Entfernung von der Sehzelle bestimmten den Raumwinkel, durch den das Licht in das Rhabdomer einer Sehzelle gelangt (Sehwinkel). Bei gleicher Entfernung von der Sehzelle ist dieser Winkel bei einer Lichtquelle großer Ausdehnung größer als bei einer Lichtquelle geringer Ausdehnung. Bei den vorliegenden Untersuchungen betrug dieser Winkel $2{,}4^{o}$, bei Hardie et al. (1979) dagegen nur $1{,}8^{o}$. Um auszuschließen, daß die gefundene UB-Charakteristik der R7 nur das Ergebnis eines relativ großen Sehwinkels ist, wurde die spektrale Empfindlichkeit von R7UB sowohl bei einem Sehwinkel von $2{,}4^{o}$ als auch von $0{,}82^{o}$ bestimmt. Fig. 7 und Fig. 9 zeigen Beispiele für diese Messungen.

Ein Vergleich der beiden spektralen Empfindlichkeiten in den Fig. 7 und 9 zeigt, daß die UB-Charakteristik einer R7 unabhängig vom Sehwinkel ist.

2.2.3 Die spektrale Empfindlichkeit der R7UB in Abhängigkeit vom Geschlecht der untersuchten Fliegen

Bei den vorliegenden Untersuchungen und auch bei Smola & Meffert (1979) wurden ausschließlich normalpigmentierte Männchen untersucht. Hardie et al. (1979) dagegen untersuchten weibliche, weißäugige Mutanten von Musca und Calliphora erythrocephala sowie weibliche, normalpigmentierte Calliphora stygia. Um zu prüfen, ob die sowohl von Smola & Meffert (1979) als auch die in der vorliegenden Arbeit beschriebene UB-Charakteristik der R7 auch bei weiblichen C. erythrocephala vorhanden ist, wurden einige Untersuchungen auch an normal pigmentierten weiblichen C. erythrocephala aus der Zucht des Zoologischen Instituts durchgeführt. In Fig. 8 ist die spektrale Empfindlichkeit einer R7 aus dem Auge einer weiblichen C. erythrocephala eingetragen (-△-△-△-). Die UB-Charakteristik gleicht der in den R7 der männlichen C. erythrocephala gefundenen. Daraus folgt, daß die R7 sowohl bei den Männchen als auch bei den Weibchen von C. erythrocephala eine UB-Charakteristik besitzen können.

2.2.4 Untersuchungen zur spektralen Empfindlichkeit von R7 bei der Mutante "chalky" von C. erythrocephala

Der Unterschied zwischen R7UB und R7UT könnte darin begründet sein, daß bisher UB-Empfindlichkeiten nur bei normalpigmentierten Fliegen, UT-Empfindlichkeiten dagegen nur bei weißäugigen Mutanten gemessen wurden. Um diese Möglichkeit zu prüfen, wurden Ableitungen an weiblichen C. erythrocephala (chalky) durchgeführt. Fig. 9 zeigt die spektrale Empfindlichkeit einer R7 aus dem Auge einer weiblichen, weißäugigen Mutante. Der Blaugipfel ist mächtig ausgebildet, der UV-Gipfel dagegen vergleichsweise gering. Diese Erscheinung ist, wie der Vergleich mit der spektralen Empfindlichkeit einer R1-6 vom gleichen Tier zeigt, für alle Sehzellen der Fliegen aus der gleichen Zucht charakteristisch. Die im Vergleich zum Maximum im Sichtbaren geringen Maxima im UV lassen sich auf die Vitamin-A-arme Nahrung zurückführen, mit der die Fliegen im Zoologischen Institut aufgezogen wurden (s. spätere Diskussion!). Trotz dieser Besonderheiten läßt sich aber auch bei weißäugigen Mutanten keine UT-Empfindlichkeit nachweisen. Die UB-Charakteristik der untersuchten R7 ist dagegen stark ausgeprägt.

2.3 Diskussion

Die vorliegenden Untersuchungen ergeben ganz eindeutig, daß bei dem verwendeten Tiermaterial und den angewendeten Untersuchungsmethoden die R7 neben eingipfligen UV-Rezeptoren zweigipflige UV-Blau-Rezeptoren enthalten. R7 mit der von Hardie et al. beschriebenen "UT"-Charakteristik konnten weder bei "on"- noch bei "off-axis stimulation" gefunden werden. Die vorliegenden Ergebnisse lassen daher den Schluß zu, daß auch die von Smola & Meffert (1979) gemessenen UB-Empfindlichkeitskurven bei "on-axis"-Bedingungen erhalten wurden. Dafür spricht auch die Tatsache, daß bei den zur Auswertung verwendeten R7UB relativ hohe Maximalamplituden gemessen werden konnten. Bei den vorliegenden und auch bei den von Smola & Meffert (1979) durchgeführten Untersuchungen (Smola, mdl. Mitteilung) wurden nur solche Registrierungen berücksichtigt, bei denen die Maximalamplitude größer als 45 mV war. Bei dem geringen Öffnungswinkel der R7 (ca. $1{,}24^{o}$; Hardie, 1979) können solche Potentiale praktisch nur bei "on-axis"-Bedingungen erhalten werden. Fig. 10 zeigt, daß die Wirkung des in das Rhabdomer einer angestochenen Sehzelle gelangenden Reizlichtes schon bei geringen Abweichungen von der optischen Achse des Rhabdomers abnimmt; die maximalen Belichtungspotentiale, die mit der höchsten verfügbaren Lichtintensität erhalten werden können, werden bei "off-axis stimulation" sehr rasch abnehmen. Ist der

Winkel zwischen der Richtung des Reizlichtes und der optischen Achse der Sehzelle sehr groß, dann werden genaue Messungen der spektralen Empfindlichkeit nicht mehr möglich sein. Die Kennlinien der Fig. 6 und die Meßwerte in Tab. 2 zeigen die Abnahme der Maximalamplituden bei "off-axis stimulation". Maximalamplituden größer als 45 mV wurden nur bei "on-axis stimulation" erhalten. Daraus kann nun geschlossen werden, daß alle gemessenen spektralen Empfindlichkeiten sowohl in der vorliegenden Untersuchung (soweit nicht anders angegeben) als auch bei den Untersuchungen von Smola & Meffert (1979) bei "on-axis stimulation" durchgeführt worden sind, obwohl diese Einstellungen nicht in allen Fällen gesondert mit UV- und blauen Lichtreizen überprüft wurden.

Die Veränderungen der spektralen Empfindlichkeit von R7UB bei ausgeprägter "off-axis stimulation" (Fig. 5, 6) gehen sicher zum einen auf die Wirkung des Abschirmpigmentes auf das schräg einfallende Reizlicht zurück, zum anderen lassen sie sich aber durch die dabei erhaltenen geringen - und daher verrauschten - Potentiale erklären.

Zelle Nr.	"on-axis stimulation"		"off-axis stimulation"		
	Maximal-amplitude in mV	Amplitude bei λ=443 nm (mV)	Ab-weichung	Maximal-amplitude (mV)	Amplitude bei λ= 443 nm
1	63,2	5o,9	20^o	32,1	8,5
2	6o,2	41,7	10^o	12,4	4,6
3	47,5	15,1	--	--	--
4	6o,2	37,1	--	--	--
5	51,9	35,9	5^o	32,4	29,4
			10^o	17,4	18,5
6	61,8	5o,9	--	--	--

Tab 2: Maximalamplituden (mV) für einige Zellen R7UB bei "on-axis" und "off-axis stimulation". Zum Vergleich sind die entsprechenden Amplituden bei λ= 443 nm angegeben, mit deren Hilfe die spektrale Empfindlichkeit des "Blaugipfels" berechnet wurde. Weitere Erklärungen im Text.

In Tab. 2 sind die Werte der Potentiale enthalten, die bei einer Reizung mit blauem Licht (443 nm) bei "on"- und "off-axis stimulation" erhalten werden konnten und aus denen die spektrale Empfindlichkeit für blaues Licht (443 nm) errechnet wurde. Der Vergleich zeigt deutlich, daß die Potentiale bei "off-axis-"Bedingungen sehr klein sind. Sie sind wegen des bei ihnen sehr stark vorhandenen "Quantenrauschens" (Smola, 1976) nur sehr ungenau zu messen. Der Blaugipfel und damit die UB-Charakteristik bleibt auch bei extremer "off-axis stimulation" erhalten. Das ist auch der Fall, wenn die spektrale Empfindlichkeit mit unterschiedlichen Sehwinkeln bestimmt wird (Fig. 7,9). Damit ist der Einwand von Hardie et al. (1979) widerlegt,

daß die UB-Charakteristik nur das Ergebnis bestimmter geometrisch-optischer Eigenschaften der Versuchsapparatur ist. Das Maximum im Blauen in der spektralen Empfindlichkeit von R7UB ist vielmehr real und nicht "may often be artefactual" (Hardie et al., 1979).

Die Unterschiede zwischen den von Hardie et al. (1979) und Smola & Meffert (1979) angegebenen UT- bzw. UB-Empfindlichkeiten müssen daher auf unterschiedliche physiologisch-anatomische Eigenschaften bei den untersuchten Fliegen zurückgehen. Um die dafür verantwortlichen Eigenschaften zu finden, wurde die spektrale Empfindlichkeit von R7 gemessen sowohl bei

Weibchen von C.erythrocephala (wild type) als auch bei Weibchen von C.erythrocephala (chalky).

Aber auch bei diesen Fliegen konnte nur die UB-Empfindlichkeit gemessen werden, die UT-Empfindlichkeit wurde in keinem Falle gefunden (Fig. 8 und 9).

Schließt man Fehler bei den Messungen von Hardie et al. (1979) aus, dann bleibt eine Möglichkeit übrig, um die Ursachen für die Unterschiede zwischen R7UT und R7UB zu erklären!
Die in den vorliegenden Untersuchungen und von Smola & Meffert (1979) verwendeten Fliegen wurden auf einem Vitamin-A-armen Medium aufgezogen (Pferdefleisch). Schwemmer (Bochum) konnte zeigen, daß bei den Zuchtbedingungen am Zoologischen Institut Fliegen aufwachsen,

die eine Rhodopsinkonzentration in den Rhabdomeren von nur 2o - 23 % gegenüber den Fliegen aufweisen, die auf einem Vitamin-A-reichen Medium aufgezogen wurden. Die von Hardie et al. (1979) untersuchten Fliegen sind dagegen auf einem Vitamin-A-reichen Medium aufgewachsen (mdl. Mitteilung von Franceschini und Kirschfeld). Kirschfeld et al. (1978) haben gezeigt, daß in den Rhabdomeren von R7 neben einem blauabsorbierenden Rhodopsin mit einem UV-absorbierenden akzessorischen Pigment noch ein blauabsorbierendes photostabiles Pigment vorhanden ist, wahrscheinlich ein Karotinoid; seine Konzentration ist offensichtlich vom Vitamin-A-Gehalt des Mediums abhängig, auf dem die Fliegen aufgezogen wurden (Kirschfeld et al., 1978). Es wirkt nur als spektrales Filter und modifiziert offenbar die zunächst nur vom Rhodopsin mit dem akzessorischen Pigment bestimmte spektrale Empfindlichkeit der R7. Unterschiedliche Konzentrationsverhältnisse von photoaktivem zu nichtaktivem Pigment müssen dann zu unterschiedlichen spektralen Empfindlichkeiten von R7 im Blaubereich führen.

Das könnte die Ursache für die unterschiedlichen UT- und UB-Empfindlichkeiten sein. Weitere Untersuchungen sind aber notwendig, um diese Annahme auf ihre Gültigkeit hin zu überprüfen.

3. Die Polarisationsempfindlichkeit der Sehzellen im Fliegenauge in Abhängigkeit von der Wellenlänge des Lichtes

3.1 Einleitung

Die Polarisationsempfindlichkeit (polarization sensivity = PS) der Sehzellen im Fliegenauge ist in zahlreichen Arbeiten untersucht worden. Neben elektrophysiologischen (Burkhardt & Wendler, 1960; Autrum & v. Zwehl, 1962; Scholes, 1969; McCann & Arnett, 1972; Gemperlein & Smola, 1973; Järvilehto & Mooring, 1974, 1977; Horridge & Mimura, 1975; Mimura, 1978) wurden mikrospektrophotometrische Untersuchungen (Langer, 1965; Kirschfeld, 1969) durchgeführt. Die PS wurde in der Mehrzahl der Fälle mit monochromatischem Licht bei einer Wellenlänge um 500 nm gemessen. Nur Langer (1965) und Horridge & Mimura (1975) führten die Messung der PS in Abhängigkeit von der Wellenlänge des linear polarisierten Lichtes durch. Sie fanden, daß die PS der Sehzellen R1-6 sehr stark von der Wellenlänge des Lichtes abhängen.
Aus den Messungen von Langer (1965, Fig. 2) geht hervor, daß die PS nur im Bereich von 450 - 570 nm nennenswerte Beträge besitzen kann. Im UV-Bereich läßt sie sich dagegen praktisch nicht nachweisen. Dieser Befund ist (auch von Langer!) wenig beachtet worden. Das ist umso erstaunlicher, als die spektrale Empfindlichkeit von R1-6 ein ausgeprägtes Maximum im UV-Bereich besitzt.
Im Gegensatz zu Langer fanden Horridge & Mimura (1975, Fig. 3) für die R1-6 auch im UV beträchtliche PS.

Ihre Messungen zeigten, daß zwischen den PS-Kurven (Antworten der Sehzellen bei Drehung des Polfilters um 180° → $\cos^2$-Funktion) im UV und dem sichtbaren Bereich des Spektrums eine Phasenverschiebung auftritt. Daraus schlossen sie, daß in den R1-6 zwei Photopigmente vorhanden sein müßten: im distalen Bereich des Rhabdomers ein grünabsorbierendes, im proximalen Bereich dagegen ein UV-absorbierendes Photopigment. Die Phasenverschiebung wird dadurch erklärt, daß die Mikrovilli der beiden Rhabdomerbereiche, in denen sich die räumlich getrennten Pigmente befinden sollen, unterschiedliche Orientierungen besitzen. Die Untersuchungen von Kirschfeld et al. (1977) zeigen jedoch, daß eine räumliche Trennung von grün- und UV-absorbierenden Pigmenten wenig wahrscheinlich ist. Vielmehr kann angenommen werden, daß sich ein UV-absorbierendes und photostabiles Pigment ("sensitising pigment", Antennenpigment) in unmittelbarer Nachbarschaft vom grünabsorbierenden Rhodopsin befindet. Erst der geringe Abstand (ca. 50 Å, Förster, 1951) ermöglicht einen Energietransfer vom akzessorischen "sensitising pigment" zum Rhodopsin mittels induzierter Resonanz (Förster, 1951). Es ist offensichtlich, daß sich die Erklärungen für die Zweigipfligkeit der spektralen Empfindlichkeit der R1-6 von Horridge & Mimura (1975) und Kirschfeld et al. (1977; s.a. Stark et al., 1977) widersprechen. Dieser Widerspruch erforderte neue,

sorgfältige Messung der PS bei den R1-6 in Abhängigkeit von der Wellenlänge des linear polarisierten Lichtes. Diese Messungen waren auch notwendig für die zentralen Sehzellen R7 und R8. Kirschfeld et al. (1978), Hardie et al. (1979) und Smola & Meffert (1979) zeigten, daß die R7 einen UV-blau-absorbierenden Pigmentkomplex besitzen können (UV-absorbierendes "sensitising" Pigment und blau-absorbierendes Rhodopsin; diese Zellen wurden von Smola & Meffert als R7UB, von Hardie et al. als R7UT bezeichnet). Dieser Pigmentkomplex ist für die Generierung des Belichtungspotentials verantwortlich. Daneben besitzen diese Zellen noch ein blau-absorbierendes photostabiles Pigment. Dieses Pigment soll nur aufgrund eines Filtereffektes die spektrale Empfindlichkeit der R7UB beeinflussen. Messungen von Kirschfeld et al. zeigten außerdem, daß dieses Pigment ungewöhnliche dichroitische Eigenschaften besitzt. Diese dichroitischen Eigenschaften können in noch unbekannter Weise die PS der R7UB beeinflussen. Nach Snyder (1973) kann sich dieser Einfluß auch auf die PS der nachgeschalteten 8. Sehzellen (R8G) auswirken. Aus diesem Grunde wurde in den vorliegenden Untersuchungen die PS in Abhängigkeit der Wellenlänge des Lichtes auch bei den R7UB und den R8G untersucht.

3.2 Ergebnisse

3.2.1 Die Polarisationsempfindlichkeit von R1-6 in Abhängigkeit von der Wellenlänge des Lichtes

Der bemerkenswert gute Zustand der Zellen R1-6 nach dem Anstechen (Fig. 4) machte es möglich, daß neben der Messung der Kennlinien und der spektralen Empfindlichkeit in vielen Fällen auch die Messung der PS in Abhängigkeit von der Wellenlänge des Lichtes möglich war (s.a. Fig. 3a-c). Fig. 11 zeigt ein Registrierbeispiel. Die Wellenlänge des Lichtes in "nm" ist links neben den Registrierungen angegeben. Jede, bei einer bestimmten Wellenlänge durchgeführte Messung besteht aus 7 - 1o Adaptationsreizen, deren Antworten nicht abgefilmt wurden und in den Registrierungen nicht enthalten sind. Während der Adaptationsreize befand sich das Polfilter in Stellung "0^{o}". An die Adaptationsreize schließen sich - ohne daß sich der zeitliche Abstand zwischen den Reizen ändert - die eigentlichen Meßreize an. Die in Fig. 11 aufgezeichneten Meßserien enthalten jeweils aufeinanderfolgende Antworten auf Reize bei unterschiedlichen Stellungen des Polfilters. Das 1. Potential (von links nach rechts zählen!) ist jeweils die Antwort bei der Filterstellung "0^{o}". Vor jedem weiteren Reiz wurde das Polfilter um 20^{o} weitergedreht, bis es sich beim 1o. Reiz in Stellung "180^{o}" befand. Bei dieser Stellung des Filters wurden zwei Antworten registriert. Nach der 11. Antwort wurde das

Polfilter wieder in Schritten von 20° zurückgedreht. Beim 2o. Reiz befand sich das Filter wieder in der Ausgangslage bei 0°. Die Reihenfolge, in der die Messungen für die verschiedenen monochromatischen Reizlichter durchgeführt wurden, ist in Fig. 11 links neben der Wellenlänge in Klammern angegeben. Zum Schluß der Messungen wurde in der Regel eine Kontrollregistrierung angefertigt, bei der sich das Polfilter stets in Stellung 0° befand. Die Kontrollregistrierungen sind durch ein "c" gekennzeichnet, das sich neben der Angabe der Wellenlänge befindet. Um die Berechnung der PS sowie den Vergleich zwischen einzelnen Registrierungen zu erleichtern, wurde versucht, daß die Potentialhöhen bei allen Wellenlängen in Stellung 0° etwa gleich hoch waren. In vielen Fällen war dies jedoch wegen der bei den verschiedenen Wellenlängen unterschiedlichen Lampenleistung (besonders im UV) nicht möglich (s. Fig. 1). Bei dem geschilderten Vorgehen stehen für die Auswertung der bei einer bestimmten Wellenlänge durchgeführten Messungen zwei Potentialmaxima und zwei Potentialminima zur Verfügung. Das Ruhepotential war in der Regel konstant (in Fig. 11 bei allen Registrierungen bis auf Nr. 13 und 14). Daher konnte die PS sehr genau bestimmt werden (Bestimmung von PS s. Snyder, 1973).

Eine Durchsicht der in Fig. 11 enthaltenen Registrierungen zeigt, daß die PS im UV-Bereich (Registrierungen bei 344, 363 und 380 nm) gering oder nicht nachzuweisen ist. Im sichtbaren Bereich des Spektrums ist sie jedoch stets vorhanden und zudem noch relativ groß. Dieser Eindruck wird bestätigt, wenn die PS bestimmt und in Abhängigkeit von der Wellenlänge aufgetragen wird (Fig. 12 - 14).
Die Fig. 12 und 13 enthalten Messungen, die an den Fliegen einer Generation durchgeführt wurden. In Fig. 12 sind die Messungen eingetragen, die eine relativ niedrige PS besitzen, in Fig. 13 dagegen die Messungen mit relativ hoher PS. Unabhängig vom Betrag der PS geht aus beiden Darstellungen hervor:
Die PS ist im UV-Bereich sehr niedrig oder nicht nachweisbar. Sie steigt im Bereich von ca. 38o - 4oo nm rasch auf einen Wert an, der in etwa bis ca. 55o nm konstant bleibt (Plateauwert). Im Rotbereich nimmt die PS wieder ab. Dieser charakteristische Verlauf der PS in Abhängigkeit von der Wellenlänge des linear polarisierten Lichtes konnte ausnahmslos bei allen R1-6 nachgewiesen werden (s.a. Fig. 15 - 25). Er ist unabhängig sowohl vom Alter der untersuchten Fliegen als auch von der Generationsfolge, der die untersuchten Fliegen entnommen wurden. Fig. 14 zeigt dazu 4 typische PS-Verlaufskurven von Fliegen aus 4 verschiedenen Generationen.

3.2.2 Untersuchungen zur Phasenlage der bei verschiedenen Wellenlängen gemessenen PS-Kurven (cos^2-Funktion)

Nach Horridge & Mimura (1975) sollen die PS-Kurven (Potentialamplituden bilden bei Drehung des Polfilters eine cos^2-Kurve) im UV-Bereich eine andere Phasenlage besitzen als die Kurven aus dem sichtbaren Bereich des Lichtes. Die vorliegenden Messungen eignen sich wegen der relativ hohen PS (Fig. 13, 14) und wegen der ausgezeichneten Stabilität des Ruhepotentials (z. Fig. 3a-c, Fig. 11) zur Überprüfung des Befundes von Horridge & Mimura (1975).

Die Fig. 11, 15-25 zeigen Registrierungen zur PS in Abhängigkeit von der Wellenlänge. In den Fig. 15 - 2o ist die PS im UV relativ hoch; in den Fig. 21 - 25 dagegen sehr niedrig oder nicht mehr nachzuweisen. Eine Phasenverschiebung in der Größenordnung, wie sie von Horridge & Mimura (1975, Fig. 4: im Mittel 60^o) angegeben wurde, ist in keinem Falle nachzuweisen. Vielmehr stimmt die Phasenlage der im UV gemessenen cos^2-Funktionen überein mit der Phasenlage der Kurven, die im sichtbaren Bereich des Lichtes bestimmt wurden (z.B. Fig. 15 - 2o).
Bei den Registrierungen, in denen sich keine oder nur eine sehr geringe PS erkennen läßt, sind trotzdem geringe, oft regellose Schwankungen zu beobachten (Fig. 21 - 25). Diese Schwankungen sind jedoch mit denen vergleichbar, die sich auch in den Kontrollregistrierungen (Polfilter befindet sich stets in Stellung 0^o) beobachtet

werden können. Solche Veränderungen lassen sich auch durch sorgfältigste Versuchsdurchführung nicht eliminieren. Ihre Ursache liegt einmal im Reproduzierverhalten der Sehzellen; aufeinanderfolgende Reize konstanter Intensität führen zu normalverteilten Antwortamplituden. Zum anderen liegt die Ursache für kleine Schwankungen in der Antwortamplitude in den Änderungen der optischen Achse der Sehzellen. Hengstenberg (1971) hat gezeigt, daß Kontraktionen eines Augenmuskels zu Richtungsänderungen der optischen Achse der Sehzellen führen. Die geringen Schwankungen im UV-Bereich bei den Registrierungen in den Fig. 21 - 25 können deshalb nicht als Antwort auf die Änderung der Richtung des e-Vektors gewertet werden.

3.2.3 Die Polarisationsempfindlichkeit von R7UB und R8G in Abhängigkeit von der Wellenlänge des Lichtes

Die Registrierungen der PS für die R7UB zeigen den gleichen Verlauf wie er für die R1-6 gefunden wurde (Fig. 26 - 29). Auch hier ist die PS im UV geringer als im sichtbaren Bereich; auch hier läßt sich kein Unterschied in der Phasenlage der einzelnen Registrierungen erkennen. Fig. 3o und 31 zeigen den quantitativen Verlauf der PS. Im sichtbaren Bereich unterscheiden sich die PS-Werte sehr stark. Daher sollen die PS mit den an den entsprechenden Zellen gemessenen spektralen Empfindlichkeiten verglichen werden. Die Zellen, deren PS in

Fig. 3o aufgetragen ist, besitzen die in Fig. 8 abgebildeten spektralen Empfindlichkeiten. Diese zeichnen sich durch ein niedriges Blau-Maximum aus. Die Zellen mit einer hohen PS im sichtbaren Bereich (Fig. 31) haben spektrale Empfindlichkeiten mit einem hohen Blau-Maximum (Fig. 32).

Kirschfeld et al. (1978) zeigen, daß die R8G einen UV-Grün-absorbierenden Pigmentkomplex wie die R1-6 besitzen. Nach Smola & Meffert (1979) sind den R8G die R7UB vorgeschaltet. Die spektrale Empfindlichkeit von R8G wird deshalb sehr stark durch die Filterwirkung der vorgeschalteten R7UB beeinflußt (Kirschfeld et al., 1978). Nach Snyder (1973) und Kirschfeld et al. (1978) sollte sich dieser Einfluß auch auf die PS von R8G erstrecken.

Fig. 33, 34 zeigen die an R8G durchgeführten wellenlängenabhängigen Messungen der PS. Sie gleichen auf den ersten Blick den an R1-6 und R7UB durchgeführten Messungen. Eine quantitative Auswertung zeigt jedoch eine signifikante Erhöhung der PS im Blaubereich (Fig. 35). Ein Vergleich mit den dazu gehörenden spektralen Empfindlichkeitskurven ergibt: je stärker die spektrale Empfindlichkeit im Blaubereich von der der R1-6 abweicht, desto geringer ist die PS in diesem Bereich.

3.3 Diskussion

3.3.1 Die peripheren Sehzellen R1-6

Die Messung der PS bei den Sehzellen R1-6 zeigen recht deutlich, daß im UV-Bereich keine oder nur eine geringe PS nachgewiesen werden kann (Fig. 12 - 14). Im sichtbaren Bereich des Spektrums dagegen ist stets eine signifikante PS vorhanden. Diese wellenlängenabhängige PS der Sehzellen im Fliegenauge kann nur sehr schwer mit der Ein-Pigment-Hypothese (z.B. Burkhardt, 1962; Snyder & Pask, 1973) erklärt werden. Diese Hypothese geht davon aus, daß die beiden Gipfel in der spektralen Empfindlichkeit (ca. 35o nm und ca. 5oo nm) zurückgehen auf ein Rhodopsin, das ein Absorptionsmaximum bei 5oo nm und ein Nebenmaximum (sog. "β-peak; Rodieck, 1973) im UV-Bereich besitzt. Eine Sehzelle mit einem solchen Pigment müßte aber sowohl im UV als auch im sichtbaren Bereich eine annähernd gleiche PS besitzen. Das Ausbleiben der PS im UV-Bereich kann nur durch zusätzliche Annahmen erklärt werden. So sind durchaus Mechanismen denkbar, die in der lichtleitenden Struktur des dioptrischen Apparates oder im Rhabdomer selbst lokalisiert sein könnten und im UV das linear polarisierte Licht depolarisieren. Auch ließe sich eine geringe PS im UV durch einen besonders im UV-Bereich ausgeprägten "self-screening effect" erklären. Kirschfeld jedoch durchstrahlte den dioptrischen Apparat und das Rhabdomer

einer R1-6 mit linear polarisiertem UV-Licht. Er konnte zeigen, daß das am Rhabdomerende austretende UV-Licht noch polarisiert war (Kirschfeld, mdl. Mitteilung). Daraus läßt sich aber der Schluß ziehen, daß die molekulare Struktur des UV-absorbierenden Pigmentes für den fehlenden Dichroismus im UV verantwortlich sein muß. Kirschfeld et al. (1977) haben für die UV-Absorption ein photostabiles "sensitising" Pigment verantwortlich gemacht, das die Energie auf das Rhodopsin übertragen soll. Mit dieser Hypothese läßt sich die wellenlängenabhängige PS der R1-6 zwanglos erklären. Die chromophore Gruppe (11-cis-Retinal) im Rhodopsin-molekül verhält sich aufgrund ihrer ellipsoiden Struktur wie ein "Dipolabsorber"; Licht wird nur dann absorbiert, wenn der e-Vektor parallel zur Dipolachse liegt (ref. in Laughlin et al., 1975). Diese "Empfangs-charakteristik" des Rhodopsins macht es verständlich, warum im Bereich von ca. 4oo - 55o nm eine relativ hohe PS nachgewiesen werden kann. Im UV Bereich ist dagegen das photostabile akzessorische Pigment wirksam. Aufgrund der vorliegenden Messungen kann angenommen werden, daß dieses Pigment kein Dipolabsorber ist; seine Absorptionseigenschaften sind unabhängig von der Richtung des e-Vektors. Die Struktur des akzessorischen Pigments muß so beschaffen sein, daß eine Einlagerung in die Membran eines Mikrovillus keinen mikrovillären Dichroismus (Formdichroismus, Laughlin et al., 1975)

zur Folge hat. Ein solcher Dichroismus ergibt sich für das Rhodopsin z.B. nach einem Modell von Moody & Parriss (1961). Eine kugelförmige Struktur des akzessorischen Pigments entspricht dieser Forderung. Denkbar sind auch andere Eigenschaften, die die gleiche Empfangscharakteristik verursachen wie eine kugelförmige Struktur.
So könnte eine sehr kurze Dipollänge des akzessorischen Pigments verantwortlich sein für den Verlust der Dipolabsorbereigenschaften. Auch sehr schnelle Lageveränderungen, z.B. Drehungen eines Dipolabsorbers, könnten für die fehlenden Dipolabsorbereigenschaften des akzessorischen Pigments verantwortlich gemacht werden. Deutlich wird jedoch aus den vorliegenden Messungen, daß sich die Absorption von linear polarisiertem Licht im UV- und im sichtbaren Bereich unterscheiden und daß diese Unterschiede in den Eigenschaften der Pigmente, d.h., auf der molekularen Ebene zu suchen sind. Das Schema in Fig. 37 soll diese Eigenschaften angeben. Sieht man von von unterschiedlichen Resonanzfrequenzen ($\lambda_{max} = c/f_{res}$) ab, dann besitzen die beiden Elemente des "Empfängerkomplexes" unterschiedliche Richtcharakteristika ihrer "Antennen". Das akzessorische Pigment ermöglicht den ungerichteten Empfang, das Rhodopsin nur den gerichteten Empfang des linear polarisierten Lichtes.
Für das Verhalten der Fliege bzw. die weitere neuronale Verarbeitung scheint diese Eigenschaft der R1-6 keine weiteren Konsequenzen zu haben: Die PS im sichtbaren

Bereich wird durch eine Summation der Belichtungspotentiale aus sechs verschiedenen R1-6 in der Lamina eliminiert (Scholes, 1969; s.a. Gemperlein & Smola, 1972). Die einzige Aufgabe der in Fig. 37 angegebenen Antennen scheint darin zu bestehen, einmal einen breitbandigen Empfang (UV- und Grün-Bereich) zu ermöglichen, und zum anderen möglichst viele Quanten zu absorbieren, d.h., die Quantenausbeute oder den Quantenwirkungsgrad der Sehzellen R1-6 zu erhöhen. Die unterschiedlichen Richtcharakteristika bei der "UV- bzw. Grün-Antenne" scheinen für die Informationsaufnahme keine weitere Bedeutung zu haben.

Bei einigen Zellen R1-6 läßt sich im UV eine geringe PS nachweisen (Fig. 15 - 2o). Diese PS im UV läßt sich mit dem Schema in Fig. 37 erklären. Danach besteht das Rezeptorpotential aus einem e-Vektor unabhängigen (akzessorischen Pigment-) Anteil. Da Rhodopsin auch im UV-Bereich - wenn auch nur geringfügig - Licht absorbiert (eventuell durch "β-peak" möglich), wird ein geringer Anteil des Rezeptorpotentials auch im UV die typische, von der Richtung des e-Vektors abhängige $\cos^2$-Funktion zeigen. Fig. 38 gibt ein Schema für solche zusammengesetzten Potentiale an. Dabei wird von der Tatsache ausgegangen, daß die Anzahl der absorbierten Quanten für die Amplitude des Belichtungspotentials verantwortlich ist. Wenn also einmal im UV und dann im Grünen die gleiche Anzahl von Quanten absorbiert werden, dann

sollten beide Belichtungspotentiale die gleichen Amplituden aufweisen. Das Schema in Fig. 38 zeigt drei Fälle: Absorption von linear polarisiertem Licht bei 35o, bei 38o und bei 5oo nm. Es wird vorausgesetzt, daß bei der Polfilterstellung 0^{o} bei allen drei Wellenlängen die gleiche Anzahl von Quanten absorbiert wird. Die Potentialamplituden werden dann in der Filterstellung 0^{o} gleich groß sein. Der von den beiden "Antennen" absorbierte Anteil der Lichtquanten wird sich bei den drei Wellenlängen unterscheiden. Bei 35o nm wird das akzessorische Pigment den größten Teil der Quanten absorbieren, während das Rhodopsin nur einen geringen Teil absorbieren kann. Bei 5oo nm dagegen wird der überwiegende Anteil vom Rhodopsin absorbiert. Der Anteil des akzessorischen Pigments wird gering sein. Die Drehung des Polfilters wird Antworten ergeben, die denen in Fig. 11 gleichen. Das Potential wird aus einem e-Vektor abhängigen "Rhodopsinanteil" und einem e-Vektor unabhängigen "akzessorischen Pigmentanteil" bestehen. Wie dem Schema entnommen werden kann, ist im UV - selbst bei einer sehr starken e-Vektor Modulation des "Rhodopsinanteils" - die Gesamtmodulation der Potentiale gering. Da aber die Gesamtmodulation für die Bestimmung des PS (genauer das Maximum und das Minimum der Antworten) verantwortlich ist, wird im UV nur ein geringer PS gemessen werden können. Sie wird nach diesem Schema nur durch die Absorptionseigenschaften

des Rhodopsins im UV bestimmt ("Durchgriff" des Rhodopsins). Im Violetten, bei 38o nm, ist der "Rhodopsinanteil" am Belichtungspotential größer, der "Durchgriff" bei Drehung des Polfilters stärker. Daraus resultiert eine größere PS bei dieser Wellenlänge. Im Grünen, bei 5oo nm, wird die Gesamtmodulation der Antwortamplituden fast ausschließlich vom "Rhodopsinanteil" am Potential bestimmt. In diesem Bereich ist die PS identisch mit der Modulation des "Rhodopsinanteils" am Belichtungspotential. Aus dem Schema in Fig. 38 geht hervor, daß zwischen den bei verschiedenen Wellenlängen gemessenen $\cos^2$-Kurven (Modulation der Potentialantworten durch Richtungsänderung des e-Vektors) keine Phasenverschiebungen zu erwarten sind. Das ist, wie die Messungen in den Fig. 11 und Fig. 15 - 25 zeigen, tatsächlich der Fall. Das Schema ist daher in der Lage, die wellenlängenabhängige PS der R1-6 zu beschreiben. Es steht im Widerspruch zu der von Horridge & Mimura (1975) aufgestellten Hypothese, für die die vorliegenden Untersuchungen keinen Anhalt liefern.

Interessant sind die PS der zentralen Sehzellen R7 und R8. aufgrund der besonderen physiologisch-anatomischen Bedingungen bei diesen Zellen werden hier Abweichungen von den PS der R1-6 erwartet. Nach Kirschfeld et al. (1978) absorbiert das photostabile blauabsorbierende Pigment linear polarisiertes Licht maximal, wenn

der e-Vektor senkrecht zur Richtung der Mikrovilliachsen ausgerichtet ist. Rhodopsin dagegen absorbiert maximal, wenn der e-Vektor parallel zu den Mikrovilliachsen verläuft. Die für die spektral- und Polarisationsempfindlichkeiten verantwortlichen Faktoren bei R7UB lassen sich in Anlehnung an Fig. 37 als Schema darstellen (Fig. 39). Es ist offensichtlich, daß die PS von R7UB vom Verhältnis des photostabilen blauabsorbierenden Pigmentes zum blauabsorbierenden Rhodopsin abhängig ist. Aus Fig. 8 und Fig. 3o sowie aus Fig. 31 und Fig. 32 geht hervor, daß hohe PS mit hoher Blauempfindlichkeit und niedrige PS mit einer niedrigen Blauempfindlichkeit korreliert sind. Das verleitet zu der Annahme, daß das bei geringer Blauempfindlichkeit wegen seiner Filterwirkung offensichtlich stark wirksame photostabile Pigment die PS von R7UB verringert. Bei hoher PS dagegen scheint wegen der dabei gleichzeitig hohen Blauempfindlichkeit das photostabile Pigment nur wenig wirksam zu sein. Daraus ließe sich schließen, daß eine geringe Konzentration von blauabsorbierendem photostabilem Pigment eine Vorraussetzung für eine hohe PS in den R7UB ist. Die geringe PS im UV ist ein Hinweis dafür, daß die Absorption durch ein photostabiles Pigment erfolgt. Die Verhältnisse in den R7UB scheinen bis auf das blauabsorbierende photostabile Pigment denen zu gleichen, die für die R1-6 angenommen werden. Festzuhalten bleibt lediglich, daß die PS bei den R7UB beträchtlich größer sein kann als bei den R1-6.

Für die R8G hat Snyder (1973) eine Anhebung der PS durch die vorgeschaltete Zelle (R7UB) vorhergesagt:

$$PS_8 = \exp(\gamma_7 \cdot l_7(1-1/\Delta_7) \cdot PS_8 \text{ (alone)}$$

Die PS von R8 wird nach dieser Formel mit einem Faktor multipliziert, der durch die Eigenschaften der vorgeschalteten R7UB bestimmt wird. Er ist stets größer, höchstens gleich 1. Dieser Faktor ist abhängig von den Absorptionseigenschaften der R7UB. Der Absorptionskoeffizient von R7UB ist aber besonders groß im Blaubereich. Daraus folgt, daß die an den R8G gemessenen PS in diesem Bereich größer sein müssen als in den anderen Bereichen des Spektrums. Die für die R1-6 typischen PS-Verlaufskurven (Fig. 12 - 14) müßten bei den R8G auch noch im sichtbaren Bereich wellenlängenabhängig sein. Das ist tatsächlich der Fall (Fig. 35). Ob die signifikante Anhebung der PS im Blaubereich auf das blauabsorbierende photostabile Pigment oder auf das blauabsorbierende Rhodopsin oder aber auf beide Pigmente zusammen zurückgeht, kann aus den vorliegenden elektrophysiologischen Messungen allein nicht erschlossen werden. Es ist jedoch auffallend, daß Zellen mit einer hohen PS im Blaubereich (Fig. 35) spektrale Empfindlichkeiten besitzen, die im Blaubereich weniger durch den "screening-effect" der vorgeschalteten R7UB verändert sind (Fig. 36). Daraus ließe sich der Schluß ableiten, daß eine niedrige Konzentration an photostabilem blauabsorbierendem Pigment in den R7UB zu einer Anhebung der PS im Blaubereich von R8G führt.

Eine hohe Konzentration in den R7UB dagegen würde dann zu einer Abschwächung der PS im Blaubereich beitragen. Um diese Annahme zu sichern, müßten aber noch mehr Messungen durchgeführt werden. Die Registrierungen in den Fig. 33 und 34 zeigen im übrigen das bereits von den R1-6 und R7UB bekannte Phasenverhalten. Schließlich sei noch darauf hingewiesen, daß die PS-Messungen an den zentralen Sehzellen R7 und R8 die Annahme von Järvilehto & Mooring (1974) widerlegt haben, nach der das System der zentralen Sehzellen nur aus polarisationsunempfindlichen Sehzellen bestehen soll.

4. Die Abhängigkeit der Spektral- und Polarisationsempfindlichkeit vom Alter der untersuchten Fliegen

4.1 Einleitung

Es ist seit langem bekannt, daß die Aufzucht von Fliegen mit Vitamin-A-freier oder -armer Nahrung die Empfindlichkeit der Sehzellen drastisch vermindert (Goldsmith & Fernandez, 1966; Stark et al., 1977). Der gleiche Effekt wird auch erreicht, wenn in der Aufzucht eine Karotin-freie oder -arme Nahrung verwendet wird. Die Empfindlichkeitsverminderung ist eine Funktion des Karotingehaltes in der Nahrung der Larve. Wird einer Fliege, die mit Karotin-freier Nahrung aufgezogen wurde, auch während des adulten Stadiums nur Karotin-freie Nahrung angeboten, dann bleibt die Empfindlichkeit der Sehzellen auf dem durch das Futter während der larvalen Periode

bedingten niedrigen Wert. Wird jedoch einer solchen Fliege Nahrung mit hohem Karotingehalt angeboten, dann nimmt die Empfindlichkeit innerhalb einer Woche beträchtlich zu (Goldsmith & Fernandez, 1966; Schwemmer, pers. Mitteilung). Diese Empfindlichkeitszunahme geht offensichtlich auf die Fähigkeit der adulten Fliege zurück, aus dem angebotenen Karotin Rhodopsin zu synthetisieren und in die Rhabdomere der Sehzellen einzubauen. In zahlreichen Arbeiten (ref. in Hamdorf, 1979) konnte gezeigt werden, daß der Vitamin-A-Gehalt in der Aufzuchtnahrung mit der Rhodopsinkonzentration in den Mikrovilli bei den Fliegen korreliert ist (Boschek & Hamdorf, 1976). Stark et al. (1977) zeigten, daß unterschiedliche Gaben von Vitamin A nicht nur die Empfindlichkeit, sondern auch die spektrale Empfindlichkeit der Sehzellen beeinflussen. Sowohl die UV- als auch die Grünempfindlichkeit der R1-6 sind angenähert proportional zum Vitamin-A-Gehalt in der larvalen Nahrung. Diese bestimmt nach den Untersuchungen von Stark et al. (1977) allein die spektrale Empfindlichkeit und die Gesamtempfindlichkeit (Quantenwirkungsgrad) der Sehzellen R1-6. Da aus den ERG-Messungen von Goldsmith & Fernandez aber hervorgeht, daß auch die Fliege im adulten Stadium in der Lage ist, die Empfindlichkeit der Sehzellen durch Einbau von Rhodopsin zu erhöhen, soll hier untersucht werden, ob und in welchem Umfang

sich Polarisations- und Spektralempfindlichkeit während des adulten Stadiums der Fliegen ändern. Die untersuchten Fliegen wurden mit einem Karotin-armen Futter (Skelettfleisch vom Pferd) aufgezogen. Nach dem Schlüpfen erhielten sie eine Karotin-reiche Nahrung angeboten.

4.2 Ergebnisse

4.2.1 Die spektrale Empfindlichkeit von R1-6 in Abhängigkeit vom Alter der Fliegen

Die spektrale Empfindlichkeit (SS = "spectral sensivity") der R1-6 ist durch die zwei Maxima bei 35o und bei 5oo nm charakterisiert. Fig. 4o zeigt eine Auswahl von SS-Kurven bei R1-6, die aus den intrazellulär gemessenen Potentialen an einzelnen Fliegen einer Generation mit unterschiedlichem Alter gemessen wurden. Das Maximum im Grünen wird in der vorliegenden Arbeit stets auf 1oo % festgesetzt. Es ergibt sich dann eine starke Abhängigkeit des UV-Gipfels vom Alter der adulten Fliegen. Die auf den Grüngipfel bezogene Empfindlichkeit im UV beträgt bei einer 2,5 Tage alten Fliege nur 34,9 %; bei einer Fliege von 14,5 Tagen nach dem Schlüpfen ist diese Empfindlichkeit auf 157,8 % angewachsen. Diese altersabhängige UV-Empfindlichkeit kann beschrieben werden durch das Verhältnis

$$V_{UG} = \frac{\text{Maximum der UV-Empfindlichkeit (\%)}}{\text{Maximum der Grün-Empfindlichkeit (\%)}} \times 1oo\ (\%)$$

In Fig. 41 ist dieses Verhältnis in Abhängigkeit vom Alter der Fliegen aufgetragen. Die Fliegen stammen alle aus einer Generation, so daß Störungen, die von unterschiedlichen Aufzuchtbedingungen herrühren könnten, eliminiert wurden. Jedes Zeichen in der Darstellung repräsentiert eine Zelle R1-6. Die Streuung von V_{UG} an den einzelnen Tagen kann beträchtlich sein; das liegt zum einen daran, daß die Streuungen von V_{UG} bei einem Individuum recht beträchtlich sein können, zum anderen aber auch daran, daß an einem Tag die Zellen von mehreren Individuen untersucht wurden. Trotz dieser Streuungen ist eine Altersabhängigkeit, wie sie aus den ausgewählten SS in Fig. 4o hervorgeht, auch in Fig. 41 zu erkennen. Die Daten ergeben eine sehr gut gesicherte Abhängigkeit von V_{UG} vom Alter (Regressionskoeffizient = o,8o2). Aus den Daten der Tabelle 3 kann entnommen werden, daß bei der in Fig. 41 angegebenen Fliegengeneration V_{UG} um ca. 6,6 %/Tag zunimmt (relative Empfindlichkeitszunahme von UV gegenüber Grün). An verschiedenen Fliegengenerationen wurde nachgeprüft, ob die aus der Fig. 41 zu entnehmenden Werte für V_{UG} am 3. Tag ($V_{UG/3}$=relative Anfangsempfindlichkeit für UV) und für den Anstieg von V_{UG} typisch sind. In Fig. 42 sind die für die verschiedenen, im Jahre 1978 untersuchten Generationen gemessenen $V_{UG/3}$ aufgetragen über dem Datum des jeweiligen Schlüpftages. Der für jede Generation typische Anstieg von V_{UG} kann durch den Vergleich mit dem Wert von V_{UG} am 1o. Tag

nach dem Schlüpfen ($U_{UG/1o}$) bestimmt werden. Diese Werte sind ebenfalls über dem Schlüpfdatum der betreffenden Generation aufgetragen. $V_{UG/3}$ und $V_{UG/1o}$ sind beträchtlichen Schwankungen unterworfen. Diese können ihre Ursache in dem unterschiedlichen Karotin-Gehalt des jeweils verwendeten Pferdefleisches haben; sie können aber auch auf Bedingungen zurückgehen, die die Dichte der Mikroorganismen in den Zuchtkäfigen beeinflussen. Goldsmith & Fernandez (1966) zeigen, daß auch Mikroorganismen den Karotingehalt im Futter erhöhen können. Aus den Daten der Fig. 42 errechnet sich ein Anfangswert für $V_{UG/3}$ von 51,3 $\pm$ 2o,7 (S.A.)%. Für $V_{UG/1o}$ ergibt sich ein Mittel von 98,8 $\pm$ 26,9 (S.A.)%. Sowohl aus Fig. 41 als auch aus den Daten der Fig. 42 geht hervor: Bei den vorliegenden Zuchtbedingungen erfolgt von einem niedrigen Anfangswert der UV-Empfindlichkeit ein signifikanter Anstieg mit zunehmendem Alter. Diese Abhängigkeit läßt sich auch Fig. 43 entnehmen. Hier sind die V_{UG} von 151 untersuchten Zellen eingetragen, die an den Fliegen aus verschiedenen Generationen untersucht wurden. Die gut gesicherte Regressionsgerade ($r = o,738$) besitzt eine Steigung von ca. 7,o %/Tag. D.h., daß sich die bei verschiedenen Generationen gefundenen Werte von V_{UG} recht gut einordnen in das Bild, das von einer Generation gewonnen wurde (Fig. 41). Die Verhältnisse von Fig. 41 können daher für die vorliegenden Aufzuchtbedingungen als typisch angesehen werden. Das geht auch aus Fig. 44 hervor. Hier sind die Regressionsgeraden für die

einzelnen Generationen eingetragen. Die weiteren Daten für die Regressionsgeraden können der Tabelle 3 entnommen werden.

Die Ursache für die Altersabhängigkeit von V_{UG} im Zusammenhang mit den Zuchtbedingungen läßt sich anhand der Fig. 45 und Fig. 46 diskutieren. In diesen Figuren sind die Meßwerte von Zuchten aus einer Generation aufgetragen, die unterschiedliches Futter während des adulten Stadiums erhielten. Jeweils eine Generation wurde aufgeteilt in zwei Zuchten. Die eine erhielt während des gesamten adulten Stadiums nur Zucker und Wasser, die andere dagegen neben Zucker und Wasser das hefehaltige Fukopoll. In Fig. 45 und 46 zeigt V_{UG} bei den ohne Fukopoll gefütterten Fliegen fast keinen oder nur einen geringen Anstieg. Die mit Fukopoll gefütterten Fliegen zeigen dagegen besonders in Fig. 45 einen signifikanten altersabhängigen Anstieg von V_{UG}. Daraus kann geschlossen werden, daß auch für den altersabhängigen Anstieg von V_{UG} in den Fig. 41 und 43 die Fütterung mit Fukopoll verantwortlich ist. Tatsächlich zeigt sich auch in Fig. 41 und Fig. 43, daß der Anstieg von V_{UG} bis zum 5. Tag gering ist. Erst mit dem 5. Tag, an dem die Fliegen zum ersten Male Fukopoll erhielten, setzt der durch die Regressionsgerade bestimmte Anstieg von V_{UG} ein. Da aber die Werte bis zum 5. Tage die Daten der Regressionsgeraden nur wenig beeinflussen, sind sie bei der Berechnung mitverwendet worden. Eine genaue

REGRESSIONS - ANALYSE

DISKRETE GAUSS'SCHE FEHLERQUADRAT - METHODE

Schlüpftag	Polinom	Anzahl der Datenpaare	Regressions-koeffizient	Mittel-wert(%)	Empirische Standard-Abweichung	Steigung der Geraden (%/Tag)	Vertikaler Achsenab-schnitt(%)
28.o5.78	1.Ordnung	7	+ o.837	5o.43	28.78	5.35	21.4
11.o6.78	1.Ordnung	28	+ o.788	6o.18	42.35	11.72	- 17.o
25.o6.78	1.Ordnung	19	+ o.5o7	5o,95	15.45	3.22	29.9
16.o7.78	1.Ordnung	24	+ o.591	125.5o	18.6o	3.5o	92.6
3o.o7.78	1.Ordnung	28	+ o.762	99.18	28.66	5.67	42.5
14.o8.78	1.Ordnung	11	+ o.868	76.73	33.14	11.5o	37.1
o1.1o.78	1.Ordnung	63	+ o.8o2	89.94	28.85	6.6o	36.2
Σ ,--- except 16.o7	1.Ordnung	165	+ o.738	97.o7	34.37	6.97	25.9

Tab. 3: Regressionsgeraden für V_{UG} für die verschiedenen Fliegengenerationen. Die Regressionsgeraden sind in Fig. 44 aufgetragen. Die in der letzten Reihe der Tabelle angegebene Regressionsgerade enthält die Daten der übrigen Geraden mit Ausnahme der Geraden, die in der 4. Reihe angegeben ist (Generation v.16.o7.78)

Analyse der Altersabhängigkeit von V_{UG} bei den unter den vorliegenden Bedingungen aufgezogenen Fliegen würde zwei Phasen ergeben:

1. bis zum 5. Tage (Fütterung ohne Fukopoll) keine oder nur eine sehr geringe Zunahme von V_{UG} mit wachsendem Alter,
2. vom 5. Tage an bis zum ca. 15. Tage (Fütterung mit Fukopoll) Zunahme von V_{UG} um ca. 7 %/Tag.

Offenbar sind die im Fukopoll (Hefezusatz) enthaltenen Karotinoide für den Anstieg von V_{UG} verantwortlich zu machen (s.a. Goldsmith & Fernandez, 1966; Stark et al., 1977).

Bei den bisherigen Betrachtungen zur altersabhängigen SS wurde eine altersabhängige Änderung der Grünempfindlichkeit nicht in Betracht gezogen. Es ist aus den Spektralkurven (Fig. 4o) nicht zu ersehen, ob sich nur die UV-Empfindlichkeit oder nur die Grünempfindlichkeit oder aber alle beide in Abhängigkeit vom Alter ändern. Die Grünempfindlichkeit wurde stets auf 1oo % normiert, um einen Bezugswert für die UV-Empfindlichkeit zu liefern. Um wenigstens Hinweise für die Lösung dieser Frage zu erhalten, wurden die Kennlinien für grünes Licht (λ = 499), die zusammen mit der SS gemessen wurden, ausgewertet. Für diese Auswertung wurde zunächst die maximale Amplitude der untersuchten Zelle bestimmt. Fig. 47 zeigt, daß sich dieser Wert recht genau ablesen läßt aus der Höhe des Sättigungsbereichs der Kennlinie.

Die maximale Amplitude läßt sich recht genau messen. Die ihr zugeordnete Intensität läßt sich nur sehr schwer bestimmen, da im Sättigungsbereich die Kennlinie sehr flach verläuft. Um eine für jede Kennlinie charakteristische Intensitätskenngröße zu bestimmen, wird folgendermaßen vorgegangen:
Aus der maximalen Amplitude V_{max} wird die halbe maximale Amplitude bestimmt ($V_{max,50\%}$). Dieser Wert liegt im allgemeinen in der Mitte des Kennlinienbereiches. Der $V_{max,50\%}$ zugeordnete Intensitätswert kann dann recht genau mit Hilfe der Kennlinie auf der Abszisse abgelesen werden. Dieser Intensitätswert, $I_{rel,50\%}$, charakterisiert die Lage der Kennlinie und ist ein brauchbares Maß für die Empfindlichkeit der untersuchten Sehzelle bei einer Wellenlänge von ca. 500 nm. Für die in Fig. 41 untersuchten Zellen sind die $I_{rel,50\%}$ in Fig. 48 eingetragen. Aus Fig. 48 geht deutlich hervor, daß die Grünempfindlichkeit mit zunehmendem Alter um über eine Zehnerpotenz zunimmt. Diese Zunahme der Grünempfindlichkeit läßt sich auch bei den anderen untersuchten Fliegengenerationen beobachten. In Fig. 49 und 50 sind $I_{rel,50\%}$ von zwei weiteren Fliegengenerationen aufgetragen. Hier ist der Anstieg der Grünempfindlichkeit zwar nicht so deutlich ausgeprägt wie in Fig. 48. Die in Fig. 51 eingetragenen Regressionsgeraden zeigen jedoch in allen Fällen einen Anstieg. Daß diese Schlußfolgerungen auch dann gelten, wenn die vollständigen

Kennlinien und nicht nur eine abgeleitete charakteristische Größe verwendet wird, zeigen die Fig. 52 und 53. In Fig. 52 sind von der in Fig. 41 angegebenen Generation die Kennlinien der am 3. Tage untersuchten Zellen gemittelt worden. Ihnen gegenübergestellt ist die aus den Kennlinien der am 1o. Tage untersuchten Zellen gemittelte Kennlinie. Wie sich anhand der angegebenen Standardabweichungen ablesen läßt, ergibt sich mit zunehmendem Alter eine signifikante Verschiebung der Kennlinien nach links. Eine solche Verschiebung entspricht einer Empfindlichkeitszunahme um den Faktor 3,16. Diese Verschiebung der Kennlinien nach links zeigt sich auch bei den gemittelten Kennlinien aus 8 Generationen. Die Empfindlichkeitszunahme ist hier geringer; die Ursache dafür ist in der statischen Inhomogenität der aus verschiedenen Generationen stammenden Daten zu suchen.

4.2.2 Die spektrale Empfindlichkeit von R7UB in Abhängigkeit vom Alter der Fliegen

Es ist sehr schwierig, Zellen vom Typ R7UB anzustechen. Dennoch reicht die im Vergleich zu den angestochenen R1-6 geringe Zahl von untersuchten R7UB aus, um die Altersabhängigkeit von V_{UB} zu untersuchen.

$$V_{UB} = \frac{\text{Empfindlichkeitsmaximum im UV (\%)}}{\text{Empfindlichkeitsmaximum im Blauen (\%)}} \times 1oo\ (\%)$$

Fig. 54 zeigt die bei 6 verschiedenen Generationen gemessenen V_{UB} in Abhängigkeit vom Alter.

Auch hier zeigt sich, wie bei den R1-6, eine deutliche Altersabhängigkeit. Die UV-Empfindlichkeit nimmt gegenüber der Blauempfindlichkeit zu. Die Regressionsgerade (Fig. 55) hat eine Steigung von 6,8 %/Tag (r = o,637). Dieser Wert stimmt ziemlich genau mit dem überein, der für die R1-6 errechnet wurde (Fig. 43 und Tab. 3). Wegen der relativ geringen Anzahl von Meßwerten sollte aber dieser Übereinstimmung kein allzugroßer Wert beigemessen werden. Es steht jedoch nach Fig. 54 außer Zweifel, daß auch bei R7UB eine Altersabhängigkeit von V_{UB} vorhanden ist.

4.2.3 Vergleichende Untersuchungen zur Abhängigkeit der spektralen Empfindlichkeit vom Alter bei Wildtyp und der "Chalky"-Mutante von C. erythrocephala

Von der Mutante Chalky bei C. erythrocephala wird im allgemeinen angenommen, daß ihr nur das beim Wildtyp für die Augenfarbe verantwortliche Schirmpigment fehlt. Das Fehlen dieses Pigmentes beeinflußt die geometrisch-optischen Eigenschaften der Sehzellen in der Weise, daß sich viele mikrospektrophotometrische und elektrophysiologische Untersuchungen an der Mutante besser durchführen lassen als am Wildtyp. Bisher wurden die Ergebnisse aus Untersuchungen an der Mutante stets als gültig auch für den Wildtyp von C. erythrocephala angesehen (abgesehen von den Untersuchungen über die geometrisch-optischen Eigenschaften der Sehzellen). Die laufenden Untersuchungen am Wildtyp legten entsprechende Untersuchungen auch an der Chalky-Mutante nahe.

Die Mutanten wurden unter den gleichen Bedingungen aufgezogen wie die Fliegen vom Wildtyp. Fig. 56 zeigt die Altersabhängigkeit von V_{UG} bei zwei Generationen der Mutante. Daneben ist zum Vergleich V_{UG} von einer zur gleichen Zeit aufgezogenen Generation des Wildtyps angegeben. Die Zunahme von V_{UG} beim Wildtyp ist offensichtlich. Bei der Mutante dagegen bleibt V_{UG} weitgehend konstant; eine Altersabhängigkeit kann nicht festgestellt werden.

4.2.4 Die Abhängigkeit der Polarisationsempfindlichkeit der R1-6 vom Alter der Fliegen

Bei jeder angestochenen Zelle wurde versucht, zusätzlich zur SS die PS bei verschiedenen Wellenlängen zu messen. An diesen Daten lassen sich zugleich Untersuchungen über die Abhängigkeit der PS vom Alter durchführen. Für die in Fig. 41 angegebene Generation sind die PS bei Wellenlängen von 523 nm (Fig. 57) und 443 nm (Fig. 58) gemessen worden. Für beide Darstellungen ist charakteristisch, daß sich für die Mehrzahl der durch die Meßwerte gelegten Vertikalen folgendes Bild ergibt:
Die Mehrzahl der Meßwerte befindet sich im unteren Bereich der Vertikalen, davon getrennt durch einen größeren Abstand können sich im oberen Bereich der Vertikalen einige wenige Meßwerte befinden. Das legt den Gedanken an eine Aufspaltung der Meßwerte in zwei Populationen nahe: einer zahlreich vertretenen Population mit durchschnittlich niedriger PS (Low = L-Population)

und einer weniger zahlreich vertretenen Gruppe mit relativ hoher PS (High = H-Population). Beiden Populationen scheint ein zeitlicher Trend überlagert zu sein, der mit zunehmendem Alter die PS erniedrigt. Für die Fig. 57 und 58 wurde zunächst unabhängig voneinander versucht, eine mehr oder weniger subjektive Trennung der Meßwerte in eine L- und in eine H-Population durchzuführen. Die gestrichelte Linie ist die Trennungslinie. Die Regressionsgeraden für jede dieser Gruppen zeigen sowohl in Fig. 57 als auch in Fig. 58, daß die PS in allen Fällen mit zunehmendem Alter abnimmt. Im Mittel nimmt die PS um ca. o,o46 /Tag ab. Die Regressionsgeraden, die in den jeweiligen Figuren fast parallel verlaufen, bieten die Möglichkeit, durch Elimination des zeitlichen Trends die Aufspaltung genauer zu untersuchen. Diese Trendelimination soll für die Meßwerte aus Fig. 57 durchgeführt werden. Es genügt, von jedem Meßwert der Fig. 57 den Abstand z.B. zur unteren Regressionsgeraden zu bestimmen. Die Differenzen werden dann in ein Histogramm eingetragen (Fig. 59). Es ergeben sich zwei statistisch hochsignifikant getrennte Populationen, die die früher vorgenommene "subjektive" Aufspaltung rechtfertigen. Eine solche Aufspaltung läßt sich auch mit den Meßwerten aus Fig. 58 durchführen. Bevor die Aufteilung in eine L- und in eine H-Population akzeptiert wird, muß geprüft werden, ob sich die H- und L-Werte aus den Fig. 57 und 58 auch entsprechen. Fig. 6o zeigt dazu eine Darstellung, in der die 523- und 443 nm-Meßwertpaare

eingetragen sind. Es ergibt sich eine sehr gute Übereinstimmung (r = o,89); d.h., daß eine Zelle mit einer hohen PS bei 523 nm auch eine entsprechend hohe PS bei 443 nm besitzt. Entsprechendes gilt für Zellen mit niedriger PS. An Fig. 6o läßt sich, zusammen mit den Daten aus Fig. 57 und Fig. 58 nochmals die Aufteilung verbessern. Die Meßwertpaare oberhalb einer PS von ca. 2,o gehören der H-Gruppe an, diejenigen mit einer PS kleiner ca. 2,o dagegen der L-Gruppe. Die Meßwerte zur PS von Fliegen aus anderen Generationen zeigen zwar eine deutliche Altersabhängigkeit. Die Aufspaltung in die beiden Gruppen ist jedoch wegen der fehlenden Datendichte bei den einzelnen Generationen nicht möglich. Die Altersabhängigkeit der PS ist jedoch eindrucksvoll (Fig. 61 - 63). Sie würde aber weniger in Erscheinung treten, wenn es gelänge, eine Aufspaltung wie in den Fig. 57 und 58 vorzunehmen. Schließlich wurde noch die Altersabhängigkeit der PS im UV untersucht (Fig. 64). Schon früher wurde darauf hingewiesen, daß die Meßfehler hier besonders groß sein können. Es ist daher sehr schwierig, die in Fig. 64 eingetragenen Werte zu interpretieren. Es läßt sich allerhöchstens der Schluß ziehen, daß sich im UV wegen der geringen PS keine Abhängigkeit vom Alter nachweisen läßt.

4.2.5 Die Abhängigkeit der Polarisationsempfindlichkeit der R7UB vom Alter der Fliegen

Die PS konnte nur bei 11 Zellen vom Typ R7UB gemessen werden. Fig. 65 und 66 zeigen die Empfindlichkeiten bei Wellenlängen von 523 und 443 nm. In Fig. 67 sind die entsprechenden Meßwertpaare aufgetragen. Die Regressionsgerade zeigt einen guten Zusammenhang. Wegen der geringen Anzahl von Daten wurde darauf verzichtet, die Regressionsgeraden für die Fig. 65 und 66 zu berechnen. Die Daten dieser Figuren deuten zwar eine Altersabhängigkeit der PS von R7UB an, jedoch werden hier noch viele Experimente durchgeführt werden müssen, bis dieser Schluß mit der gleichen Sicherheit gezogen werden darf wie bei den R1-6.

4.3 Diskussion

4.3.1 Die Altersabhängigkeit der spektralen Empfindlichkeit

Goldsmith & Fernandez (1966) konnten mit ERG-Messungen zeigen, daß sich die Empfindlichkeit der Sehzellen (Quantenwirkungsgrad) von Fliegen, die mit Vitamin-A-armem Futter aufgezogen wurden, im Laufe des adulten Stadiums erhöht. Sie führend diese Zunahme der Empfindlichkeit auf den Einbau von Rhodopsinmolekülen in die Mikrovilli der Rhabdomere zurück. Die für die Synthese von Rhodopsin erforderlichen Karotinoide werden von der adulten Fliege mit der Nahrung aufgenommen.

Stark et al. (1977) untersuchten ebenfalls mit ERG-Messungen den Einfluß, den der Karotin-Gehalt in der Nahrung der Larven auf die Empfindlichkeit der Sehzellen hat. Sie stellten fest, daß die Empfindlichkeit der Sehzellen der frisch geschlüpften Fliegen linear (log-linear) mit dem Karotin-Gehalt in der larvalen Kost zunimmt. Sie zeigten außerdem, daß die Empfindlichkeitszunahme im UV größer ist als im Grünen.

In der freien Natur werden Fliegenlarven nicht immer Vitamin-A-reiche Nahrung vorfinden. Es kann daher angenommen werden, daß solche Fliegen im adulten Stadium mit relativ unempfindlichen Sehzellen ausgestattet sind, die zudem eine extrem geringe UV-Empfindlichkeit besitzen. Sind diese Eigenschaften - Grün- und UV-Empfindlichkeit - für das Verhalten der adulten Fliege bedeutsam, dann sollten sich im Laufe der Evolution Mechanismen entwickelt haben, die es der adulten Fliege gestatten - zumindest teilweise -, die auf die Mangelnahrung im Larvenstadium zurückgehenden physiologischen Nachteile auszugleichen. Das ist, wie die vorliegenden Untersuchungen zeigen, tatsächlich der Fall. Fig. 4o zeigt die Veränderung der SS bei Fliegen, die mit Pferdefleisch aufgezogen wurden, d.h., bei Fliegen, denen im voradulten Stadium nur wenig von dem zur Bildung von Rhodopsin benötigten Vitamin A zur Verfügung stand. Die UV-Empfindlichkeit der frisch geschlüpften Fliegen

ist beträchtlich niedriger als die Grünempfindlichkeit. Die SS der jungen Fliegen weicht daher stark ab von den bekannten zweigipfligen UV-Grün-Empfindlichkeiten der R1-6, die in der Literatur als typisch angegeben werden (Burkhardt, 1962; Dörrscheidt-Käfer, 1972, McCann & Arnett, 1972; Horridge & Mimura, 1975). Mit zunehmendem Alter steigt die UV-Empfindlichkeit an, bis sie bei einem Alter von ca. 8 - 1o Tagen nach dem Schlüpfen den Grüngipfel erreicht hat (Fig. 41, 43). Erst dann entspricht die SS der in den vorliegenden Untersuchungen aufgezogenen Fliegen der allgemein bekannten zweigipfligen UV-Grün-Empfindlichkeit der R1-6. Die UV-Empfindlichkeit kann dann noch weiter zunehmen, bis sie fast doppelt so hoch ist wie die Grünempfindlichkeit (Fig. 43). Daß die Änderungen der UV-Empfindlichkeit bisher wenig beachtet worden sind, liegt sicherlich an den ungünstigen Ableitbedingungen bei jungen Fliegen. Besonders gute Ableitungen von Sehzellen erhält man bei 8 - 12 Tage alten Fliegen.

Die in der vorliegenden Arbeit vorgestellten Änderungen der UV-Empfindlichkeit sind aber kein "Laborprodukt". Horridge & Mimura (1975) fanden an Fliegen, die aus Freiluftfängen stammten, ebenfalls starke Schwankungen in der UV-Empfindlichkeit (Fig. 4o). Diese Schwankungen gehen sicherlich auf das unterschiedliche Alter und auf die unterschiedlichen Lebensbedingungen der im Freiland aufgewachsenen Fliegen zurück.

Wie im Labor, so wird bei vielen Fliegen in der freien Natur die volle UV-Empfindlichkeit erst am 8. - 1o Tag erreicht werden. Nach 8 - 1o Tagen ist aber bei C. erythrocephala die Präovipositionsperiode beendet (Wyninger, 1974). Daraus könnte der Schluß gezogen werden, daß eine hohe UV-Empfindlichkeit irgendwie im Zusammenhang steht mit dem Fortpflanzungsverhalten bei C. erythrocephala. Ein solcher Zusammenhang ist bekannt von den Chironomiden und Ephemeriden. Bei diesen Insekten wird das Weibchen gegen den Himmel gesehen und erkannt. Dabei ist sicherlich eine hohe UV-Empfindlichkeit von Vorteil. Mit zunehmendem Alter wird neben der Restitution der zweigipfligen UV-Grün-Empfindlichkeitskurve auch die Gesamtempfindlichkeit (Quantenausbeute, Quantenwirkungsgrad) der Sehzellen verbessert.
In Fig. 52 ist diese Verbesserung besonders gut zu sehen. Sie ist in diesem Bild nur für die Wellenlänge λ = 499 nm bestimmt worden. Da die UV-Empfindlichkeit aber über das Verhältnis V_{UG} mit der Grünempfindlichkeit gekoppelt ist, gilt diese Verbesserung auch für das UV-Licht. Allerdings ist die Empfindlichkeitszunahme relativ gering. Hamdorf (1979, Fig. 25) gibt eine Kennlinienverschiebung um den Faktor 23 an. Er vergleicht jedoch die Kennlinien von Fliegen, die eine minimale Rhodopsinkonzentration besitzen (mit Herzfleisch aufgezogen) mit solchen, die eine maximale Rhodopsinkonzentration (=1oo %) aufweisen (mit Leber aufgezogen).

Aus Fig. 52 ergibt sich nur ein Faktor von ca. 3,2. Dieser relativ geringe Faktor ergibt sich aus der Tatsache, daß die mit Pferdefleisch aufgezogenen Fliegen schon unmittelbar nach dem Schlüpfen eine relativ hohe Rhodopsinkonzentration in den Rhabdomeren ihrer Sehzellen besitzen (ca. 2o - 23 % nach Messungen von Schwemmer an den bei den vorliegenden Untersuchungen verwendeten Fliegen).

Die spektralen Empfindlichkeitskurven der in dieser Arbeit untersuchten 12 - 15 Tage alten Fliegen stimmen überein mit denen, die an Fliegen mit maximaler Rhodopsinkonzentration gemessen wurden. Daraus kann der Schluß gezogen werden, daß auch die Grün- bzw. Gesamtempfindlichkeit bei den untersuchten alten Fliegen auf den Wert ansteigt, der einer 1oo %igen Rhodopsinkonzentration entspricht. Daß dies tatsächlich der Fall ist, zeigt ein Vergleich mit den Untersuchungen von Stark et al. (1977, Fig. 5). Danach ist bei sehr niedrigen und niedrigen Rhodopsinkonzentrationen die UV-Empfindlichkeit geringer als die Grün-Empfindlichkeit. Das ist bei den untersuchten Fliegen bis ca. 8 - 1o Tage nach dem Schlüpfen der Fall. Bei Stark et al. (1977) ist bei nahezu 1oo %iger Rhodopsinkonzentration die UV-Empfindlichkeit ungefähr gleich der Grünempfindlichkeit. Bei den untersuchten Fliegen ist das am 8. - 1o. Tag nach dem Schlüpfen der Fall. Bei maximaler Rhodopsinkonzentration (= 1oo %) ist die UV-Empfindlichkeit

der Sehzellen größer als die Grün-Empfindlichkeit (Stark et al., 1977; Fig. 5). Dieses Stadium erreichen die untersuchten Fliegen nach ca. 1o Tagen (Fig. 4o, 41, 43). Insbesondere der Vergleich mit den von Stark et al. (1977, Fig. 5) angegebenen Kurven erlaubt folgende Schlußfolgerung: Der Wildtyp von C. erythrocephala ist in der Lage, die durch eine Mangelnahrung während des Larvalstadiums verursachte geringe Empfindlichkeit (einschließlich der UV-Empfindlichkeit) vollständig zu restituieren. Dieses Ergebnis stimmt auch mit den mikrospektrophotometrischen Untersuchungen von Schwemmer überein (pers. Mitteilung). Diese vollständige Restitution der durch die Avitaminose (bzw. Hypovitaminose) bedingten Reduzierung einiger wichtiger physiologischer Eigenschaften der Sehzellen gelingt offenbar nur dem Wildtyp. Die Mutante "Chalky" ist bei den vorliegenden Aufzuchtbedingungen dazu nicht in der Lage (Fig. 56). Bisher konnte nur geklärt werden, daß die UV-Empfindlichkeit bei "Chalky" mit wachsendem Alter nicht zunimmt, sondern den Wert behält, der durch die larvale Nahrung bestimmt wurde. Offensichtlich gilt das auch für die Grünempfindlichkeit. Wegen der zu geringen Anzahl von Daten konnte aber diese Annahme nicht überprüft werden.

Ein wichtiges Ergebnis der vorliegenden Untersuchungen ist die deutlich ausgeprägte stärkere Zunahme der UV- gegenüber der Grünempfindlichkeit bei den R 1-6. Mit der

Ein-Pigmenthypothese (Rhodopsin mit einem Absorptionsmaximum bei ca. 5oo nm und einem "β-peak" im UV) ist eine solche Zunahme nicht zu erklären. Von einem zweigipfligen UV-Grün-Pigment kann erwartet werden, daß UV- und Grünempfindlichkeit in gleichem Maße zunehmen. In einem solchen Falle aber müßte V_{UG} unabhängig vom Alter der Fliegen sein. Nach der Wellenleitertheorie von Snyder & Pask (1973) befindet sich ein Grün-Pigment mit einem "β-peak" im UV in den Rhabdomeren der R1-6. Die UV-Empfindlichkeit wird nach dieser Theorie vom Durchmesser der Rhabdomere beeinflußt. Die geringe UV-Empfindlichkeit bei frisch geschlüpften Tieren müßte dann auf große, die hohe UV-Empfindlichkeit bei alten Fliegen dagegen auf kleine Rhabdomerdurchmesser zurückgehen. Elektronenmikroskopische Untersuchungen von Smola (pers. Mitteilung) zeigen jedoch, daß die Rhabdomerdurchmesser bei einer Fliegengeneration unabhängig vom Alter sind. Die stärkere Zunahme der UV-Empfindlichkeit gegenüber der Grün-Empfindlichkeit läßt sich dagegen mit den Modellen von Kirschfeld & Franceschini (1977) und Stark et al. (1977) erklären (s. Fig. 37). Nach Förster (1951) findet eine optimale Energieübertragung vom photostabilen UV-absorbierenden Pigment auf das grünabsorbierende Rhodopsin bei einem Abstand von ca. 5o Å statt. Dieser Abstand scheint sowohl von der Konzentration des photostabilen Pigments als auch von der Konzentration des Rhodopsins abhängig

zu sein. Höhere Konzentration an photostabilem Pigment führt zu einer größeren Anzahl von "UV-Antennen" (s. Fig. 37). Gleichzeitig wird, auch durch die zunehmende Rhodopsinkonzentration, der mittlere Abstand geringer. Daraus ergibt sich eine bessere Energieübertragung von photostabilem Pigment auf das Rhodopsin. Diese beiden Faktoren sind offensichtlich dafür verantwortlich, daß die UV-Empfindlichkeit mit wachsendem Alter der Fliege schneller zunimmt als die Grünempfindlichkeit. Die unterschiedliche Zunahme der UV- gegenüber der Grünempfindlichkeit ist ein Argument gegen die Ein-Pigment-Hypothese und ein Argument für die Modelle von Kirschfeld & Franceschini (1977) und Stark et al. (1977). Nach Stark et al. (1977) und Kirschfeld (mdl. Mitteilung) ist das photostabile Pigment ein Karotinoid. Da auch Rhodopsin aus Karotinoiden synthetisiert wird (Goldsmith & Fernandez, 1966; Hamdorf, 1979), kann angenommen werden, daß während des adulten Stadiums des Wildtyps sowohl die Konzentration von photostabilem Antennenpigment als auch die Konzentration von Rhodopsin in den R1-6 zunimmt.

Ähnlich scheinen die Verhältnisse bei den R7UB zu sein. Aus der zunehmenden UV-Empfindlichkeit kann auf zunehmende Konzentration eines stabilen UV-absorbierenden Antennenpigments und eines blauabsorbierenden Rhodopsins geschlossen werden. Nach Kirschfeld et al. (1978) ist auch das blauabsorbierende photostabile Pigment in den R7UB ein Karotinoid. Auch seine Konzentration sollte

daher zunehmen. Damit sollte der "screening effect" im Blaubereich verstärkt werden. Das müßte sich durch eine Verminderung der Blauempfindlichkeit bemerkbar machen, d.h., der Abstand zwischen der UV-Empfindlichkeit und der Blauempfindlichkeit müßte mit zunehmendem Alter größer sein als der entsprechende Abstand bei den R1-6. Ein Vergleich der entsprechenden Regressionsgeraden in Fig. 44 mit denen in Fig. 55 (s.a. Fig. 43 und Fig. 54) zeigt jedoch, daß die Zunahme der UV-Empfindlichkeit bezüglich der Grün- (R1-6) bzw. Blauempfindlichkeit (R7UB) gleich ist. Das könnte ein Hinweis dafür sein, daß die Wirkung des photostabilen blauabsorbierenden Pigments auf die SS von R7UB geringer ist als bisher angenommen wurde. Bisher ist die Existenz eines UV-Antennenpigments und eines blauabsorbierenden Rhodopsins in den R7UB noch nicht nachgewiesen, sondern nur vermutet worden (Kirschfeld et al., 1978). Stark et al. (1977) lehnen diese Möglichkeit für R7 sogar ausdrücklich ab. Die Tatsache, daß V_{UG} und V_{UB} die gleiche Altersabhängigkeit besitzen, spricht aber für einen Mechanismus, der dem in den Zellen R1-6 ähnlich ist.

4.3.2 Die Altersabhängigkeit der Polarisationsempfindlichkeit

Die Abnahme der PS mit zunehmendem Alter ist ein signifikantes Ergebnis, das den Fig. 57, 58 und 61, 62 entnommen werden kann. Die PS ist nach Snyder (1973) u.a. abhängig von der Länge des Rhabdomers l, dem mikro-

villären Dichroismus Δ und dem Absorptionskoeffizienten γ, der von der Rhodopsinkonzentration in den Rhabdomeren bestimmt wird. Die PS errechnet sich dann zu

$$PS = \frac{1 - \exp(-\gamma \cdot 1)}{1 - \exp(-\gamma \cdot 1/\Delta)}$$

Snyder (1973, Fig. 2) hat Kurven berechnet, die die Abhängigkeit der PS von den in der Formel angegebenen Parametern aufzeigt. Im Falle der R1-6 kann davon ausgegangen werden, daß die Länge der Rhabdomere l mit zunehmendem Alter konstant bleibt. Der mikrovilläre Dichroismus kann aber von verschiedenen Faktoren (z.B. von der Rhodopsinkonzentration) abhängen (s. Laughlin et al., 1975). Es soll aber zunächst angenommen werden, daß er sich nur wenig oder gar nicht mit zunehmendem Alter der Fliegen ändert. Dann hängt der PS einer R1-6 nur noch vom Absorptionskoeffizienten γ ab. In 4.3.1 wurde festgestellt, daß die Sehzellen R1-6 mit zunehmendem Alter empfindlicher werden. Die Empfindlichkeitszunahme wurde zurückgeführt auf den zunehmenden Einbau von aus Karotinoiden synthetisiertem UV-absorbierendem photostabilem Pigment und grünabsorbierendem Rhodopsin. D.h. aber, daß der Absorptionskoeffizient mit zunehmendem Alter der Fliegen größer wird. Die PS muß dann zwangsläufig abnehmen. Voraussetzung ist allerdings, daß der mikrovilläre Dichroismus nicht oder nur geringfügig zunimmt. Das scheint aber der Fall zu sein.

Die von Snyder (1973, Fig. 2) errechneten Kurven zeigen, daß die PS auch dann noch abnehmen kann, wenn bei größer werdendem die mikrovilläre PS nur geringfügig zunimmt.

Eine weitere Erklärung für die abnehmende PS könnte das Twisten (Verdrillen) der Rhabdomere sein. Smola & Tscharntke (1979) haben gezeigt, daß die Rhabdomere mit hohem γ ihren Wirkungsgrad für die Absorption von unpolarisiertem Licht durch Twisten verbessern können. Es ist denkbar, daß junge Fliegen nichttwistende oder nur gering twistende Rhabdomere besitzen. Die PS der jungen Fliegen würden dann in etwa dem mikrovillären Dichroismus entsprechen (Laughlin et al., 1975). Mit zunehmendem Alter würde durch den Twist der Rhabdomere die PS verringert; die Absorptionseigenschaften für unpolarisiertes Licht würden aber dadurch verbessert werden. Die Möglichkeit, daß die abnehmende PS durch einen Rhabdomertwist verursacht werden könnte, wird derzeit elektronenmikroskopisch untersucht (Smola, pers. Mitteilung).

Erstaunlich ist der hohe PS-Wert insbesondere bei jungen Fliegen. Bisher hat man angenommen, daß die PS bei den R1-6 stets kleiner oder höchstens gleich 2 ist (ref. in Laughlin et al., 1975). Die Fig. 57, 58 und 61, 62 zeigen jedoch, daß die PS insbesondere bei jungen Fliegen beträchtlich größer als 2 sind. Besitzt jedoch eine Sehzelle eine PS größer als 2, dann ist auch der mikrovilläre

Dichroismus größer als 2. Das ist aber nur dann möglich, wenn die "Dipolabsorber" (11-cis-Retinal) nicht regellos, sondern mehr oder weniger parallel zur Achse der Mikrovilli ausgerichtet sind (Laughlin et al., 1975). Dieser Befund widerspricht der Annahme von Laughlin et al. (1975), nach der bei den R1-6 die Dipolabsorber regellos in der Membran der Mikrovilli eingelagert sind. Bei den Fliegen sind offensichtlich, wie auch bei vielen anderen Arthropoden (Waterman, 1975; Goldsmith & Wehner, 1977), die Achsen der Dipolabsorber mehr oder weniger parallel zur Achse der Mikrovilli ausgerichtet. Diese von Smola & Tscharntke (1979) im Zusammenhang mit dem Twisten abgeleitete Eigenschaft der Dipolabsorber in den R1-6 wird durch die hohen PS-Werte in den Fig. 57, 58 und 61, 62 direkt bestätigt.

Die zahlreichen PS-Werte in Fig. 57, 58, die von Fliegen einer Generation stammen, zeigen eine klare Aufspaltung in zwei Gruppen (Fig. 59). Die H-Population besitzt hohe, die L-Population niedrige PS-Werte. Für beide Gruppen ergeben sich in Fig. 57 und Fig. 58 die gleichen Abhängigkeiten vom Alter. Die H-Population besteht aus Zellen, die während des gesamten adulten Stadiums PS-Werte besitzen, die größer als 2 sind. Aus Fig. 6o geht hervor: Die absoluten Häufigkeiten aus L- und H-Population verhalten sich wie ca. 1 : 3,6. Es muß zunächst offen bleiben, ob jedes Ommatidium eine bestimmte Anzahl von L- bzw. H-Zellen besitzt oder ob die H- bzw. die

L-Zellen nur in bestimmten Bereichen des Fliegenauges anzutreffen sind. Da die Mehrzahl der Ableitungen im mittleren Augenbereich erfolgte, wird angenommen, daß jedes Ommatidium H- und L-Zellen in einem bestimmten Verhältnis besitzt. Diese Hypothese muß selbstverständlich weiter untersucht werden. Ein Vergleich mit der zu jedem PS-Wert gemessenen Kennlinie und SS ergibt: Die Zellen der H- und L-Population unterscheiden sich nur durch ihre PS. Die Aufspaltung der R1-6 in "polarization sensitive and insensitive" Zellen ist schon früher von Järvilehto & Mooring (1974) vermutet worden. Das diesen Autoren vorliegende Datenmaterial war allerdings sehr gering.

5. Fourier-Spektralanalyse des Quantenrauschens im Belichtungspotential der Sehzellen R1-6 in Abhängigkeit von der Wellenlänge des Lichtes

5.1 Einleitung

Das auf einen sprungförmigen Lichtreiz gemessene Belichtungspotential besteht im eingeschwungenen Zustand aus zwei leicht unterscheidbaren Komponenten:

a) einem Gleichanteil und

b) einem ihm überlagerten Rauschen.

Das Rauschen geht im wesentlichen auf die quantenhafte Absorption des Lichtes zurück (ref. in Smola, 1976). Die Absorption eines Lichtquants führt zu einer impulsförmigen, geringen Depolarisation der Sehzelle.

Dieses Ereignis wird als "bump" oder als Elementarpotential (EP) bezeichnet. Ein EP ist durch seine Amplitude und durch seine Abfallzeitkonstante gekennzeichnet. Diese beiden Parameter verändern sich in Abhängigkeit von der Spannung über der Sehzellmembran. Wird, etwa durch "voltage clamp", die Depolarisation der Sehzelle verringert, dann verändern sich die Parameter der EP in charakteristischer Weise. Die Amplitude und die Abfallzeitkonstante nehmen mit abnehmender Depolarisation ab (Dodge et al., 1968). Es kann mit Hilfe statistischer Modelle gezeigt werden, daß das Belichtungspotential die Summe der durch Absorption von Lichtquanten generierten EP ist. Die Summation von EP führt zu "verrauschten" Potentialen. Aus dem Rauschen lassen sich durch eine Fourier-Spektralanalyse die für einen bestimmten Depolarisationszustand charakteristischen Eigenschaften der EP bestimmen.

Im Zusammenhang mit Untersuchungen von Horridge (1975) stellt sich die Frage, ob die Absorption von UV-Lichtquanten EP mit Eigenschaften generiert, die sich von denen unterscheiden, die durch Absorption von Grün-Lichtquanten entstanden sind. Diese Frage soll durch eine Fourier-Spektralanalyse des Rauschens von Belichtungspotentialen aus ein und derselben Zelle R1-6 beantwortet werden, die durch eine sprungförmige Reizung mit UV- und mit Grün-licht erhalten wurden.

5.2 Ergebnisse

Eine Sehzelle R1-6 wurde zunächst mit Licht der Wellenlänge 344 nm sprungförmig gereizt. Die Dauer des Reizes

betrug 7,5 sec. Die Intensität wurde wurde so ausgewählt, daß sich beim Belichtungspotential ein Plateauwert von ca. 20 mV einstellte. Das Belichtungspotential wurde mit einem Puls-Code-Modulations-Verfahren digitalisiert und auf PCM-Band gespeichert. Nach Beendigung des UV-Lichtreizes wurde die Sehzelle mit intensivem Rotlicht bestrahlt, um die Rhodopsinkonzentration wieder auf den Ausgangswert zu bringen (s. z.B. Hamdorf, 1979). Anschließend wurde die Zelle in der gleichen Weise mit Licht der Wellenlänge 523 nm gereizt. Die Intensität des Grün-Lichtreizes wurde sorgfältig ausgewählt, so daß annähernd das gleiche Plateaupotential erhalten wurde wie bei der Reizung mit UV-Licht. Die auf Band gespeicherten Potentiale wurden im Rechenzentrum der Bayerischen Akademie der Wissenschaften (CDC-Cyber 175) ausgewertet. Das Programm, das mit freundlicher Hilfe von Herrn Dipl.Ing. Enger erstellt wurde, befindet sich im Anhang dieser Arbeit.

Zur Auswertung gelangten Potentialabschnitte von 1 sec bis 7,5 sec nach Reizbeginn. Um das Rauschen des Potentials vom Gleichanteil zu trennen, wurde die Regressionsgerade berechnet. Diese wurde von den gemessenen Potentialwerten abgezogen; die Differenz ergab das Rauschen der Sehzelle. Die Auswertung ergab für beide Potentiale folgende charakteristische Werte.

	UV (344 nm)	Grün (523 nm)
mittlerer Gleichanteil	21,334 mV	20.087 mV
Varianz des Rauschens	0,554 mV^2	0,581 mV^2

Aus ihnen ergibt sich eine gute Übereinstimmung der beiden ausgewerteten Potentialabschnitte. Für das Rauschen wurde mit Hilfe der "Schnellen Fourier-Spektral-Analyse" die spektrale Leistungsdichte errechnet. Fig. 68 zeigt die spektralen Leistungsdichten für das "UV-Rauschen" und für das "Grün-Rauschen". Beide Spektren unterscheiden sich nicht signifikant. Mit Hilfe des Chi^2-Testes wurde die Hypothese $H_o(S=95\%) = S(f)_{UV} = S(f)_{Grün}$ geprüft; sie kann angenommen werden.

5.3 Diskussion

Dodge et al. (1968) und Knight et al. (1970) haben gezeigt, daß sich aus dem Leistungsspektrum des Rauschens die für den jeweiligen Depolarisationszustand einer Sehzelle charakteristischen Werte der EP berechnen lassen. In Fig. 68 ist die Spektralanalyse für einen bestimmten Depolarisationszustand einer R1-6 sowohl für UV- als auch für Grün-Licht durchgeführt worden. In beiden Fällen läßt sich für die beschreibenden Parameter des Rauschens (Varianz und Leistungsspektrum) kein signifikanter Unterschied feststellen. Daraus folgt unmittelbar, daß die durch Absorption von UV- und Grün-Lichtquanten generierten EP ebenfalls gleich sind.
Dieses Ergebnis steht in offensichtlichem Widerspruch zu den Befunden von Horridge (1975). Horridge fand, "that miniature Potentials (Anm.: EP) from shorter wavelength (333 nm) are on the average larger and

shorter in duration than those from low wavelength photons (500 or 583 nm)".Diese Befunde veranlaßten Horridge (1975) zu folgender Schlußfolgerung: "Therefore we infer that the two spectral peaks (Anm.: UV- und Grün-Maximum in der spektralen Empfindlichkeitskurve von R1-6) are caused by different pigments with seperate transduction processes in the same cell". Diese Hypothese wird durch die vorliegende Spektralanalyse des Rauschens auf einem hochsignifikanten Niveau zurückgewiesen. Es ist vielmehr so, daß die Absorption von UV- und Grün-Lichtquanten zu gleichen EP führt. Das spricht für einen Transduktionsprozess in der Zelle, wie er im Schema von Fig. 37 dargestellt ist.

D. Zusammenfassende Diskussion

Die vorliegenden Untersuchungen haben gezeigt, daß die Eigenschaften des Systems "Sehzelle im Fliegenauge" von sehr vielen Variablen abhängig sind. Darunter befinden sich insbesondere die Abhängigkeiten von den Aufzuchtbedingungen und vom Alter der Fliegen; sie sind in der Literatur bisher wenig beachtet worden. Die Einflüsse dieser Parameter auf die Eigenschaften der Sehzellen zeigen, daß es sehr schwierig ist, aus nur wenigen Messungen an Sehzellen allgemeingültige Aussagen zu formulieren. Das wird umso schwieriger, je präziser diese Aussagen sein sollen. Die Aussagen vieler Forscher über die spektrale und Polarisationsempfindlichkeit sowohl bei den peripheren Sehzellen R1-6 als auch bei den zentralen Sehzellen R7 und R8 zeigen das recht deutlich. Die zahlreichen Widersprüche lassen sich oft auf die zu geringe Anzahl von Messungen und auf die Nichtberücksichtigung der Aufzuchtbedingungen und des Alters der untersuchten Fliegen zurückführen. Es wird zukünftig - sollen sichere Aussagen über die Eigenschaften gemacht werden - notwendig sein, bestimmte Messungen an "geeichten" Zellen durchzuführen. D.H., daß z.B. bei den Polarisationsmessungen an einer Sehzelle mindestens ihre spektrale Empfindlichkeit, die maximale Amplitude, die Aufzuchtbedingungen und das Alter der betreffenden Fliege bekannt sein sollten.

Insbesondere wird dies für die sogenanntenSystemanalysen gelten müssen, deren Ergebnisse ohne den Zusammenhang mit den "klassischen" (biophysikalischen) Eigenschaften der Sehzellen (z.B. spektrale und

Polarisationsempfindlichkeit) wenig aussagefähig sind. Diesen "klassischen" Randbedingungen für eine Systemanalyse der Sehzellen galt mein besonderes Interesse in dieser Arbeit.

E. Zusammenfassung

1. Mit Hilfe von Mikroglaskapillaren wurden Belichtungspotentiale intrazellulär aus den Sehzellen von Calliphora erythrocephala (Wildtyp, Männchen und Weibchen) und von der Mutante C. erythrocephala (chalky, Weibchen) abgeleitet.
2. Die untersuchten Fliegen wurden auf Pferdefleisch aufgezogen. Sie besitzen, wie Schwemmer an den verwendeten Fliegen zeigen konnte, unmittelbar nach dem Schlüpfen eine Rhodopsinkonzentration von nur 20 - 23 % (gegenüber den auf Leber aufgezogenen Fliegen).
3. Die maximalen Belichtungspotentiale (Fig. 47) der angestochenen Sehzellen sind normalverteilt mit dem Mittelwert von 66,6 mV (Standardabweichung = 6,6 mV). Die höchste gefundene Amplitude beträgt 81,6 mV. Das sind ca. 20 mV mehr (!) als bisher in der Literatur für das maximal mögliche Belichtungspotential angegeben (und gemessen) wurde. Es ist daher möglich, daß bei hoher Lichtintensität die Polarisation der Sehzellmembran durch das Belichtungspotential aufgehoben oder sogar umgekehrt werden kann, wie es vom Nervenspike her bekannt ist.
4. Messungen zur spektralen Empfindlichkeit bei den zentralen Sehzellen R7 haben im Gegensatz zu den Befunden von Hardie et al. (1979) ergeben: Die Zellen R 7 spalten sich auf in einen eingipfligen UV-Rezeptor (R7UV) und in einen zweigipfligen UV-Blau-Rezeptor (R7UB).
   Die zweigipflige UV-Blau-Empfindlichkeit läßt sich unter verschiedenen Versuchsbedingungen nachweisen:
   a) Alle Messungen an R7UB wurden sowohl für UV- als auch

für Blau-Licht unter "on-axis"-Bedingungen durchgeführt.

b) Die zweigipflige UV-Blau-Empfindlichkeit von R7UB ist stets vorhanden

1. bei Messungen unter "on-axis"-Bedingungen (Fig. 5, 6),
2. bei Messungen unter "off-axis"-Bedingungen (Abweichung bis zu 10^{o} von der optischen Achse der Sehzelle, bei größeren Abweichungen keine genauen Messungen möglich, Fig. 5 c,d, Fig. 6),
3. bei Messungen mit verschiedenen Sehwinkeln ($2{,}40^{o}$ und $0{,}82^{o}$, Fig. 7, 9),
4. bei Messungen an männlichen und weiblichen Fliegen von C. erythrocephala (Wildtyp) (Fig. 8),
5. bei Messungen an der Mutante "Chalky" (Fig. 9).

c) Die von Hardie et al. (1979) angegebene "UT"-Empfindlichkeit konnte in keinem Falle gefunden werden. Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit schließen es aus, daß es sich bei der zweigipfligen UV-Blau-Empfindlichkeit um einen Artefact handelt.

5. Die Polarisationsempfindlichkeit der Sehzellen wurde in Abhängigkeit von der Wellenlänge des linear polarisierten Lichtes gemessen.

a) Für die Sehzellen R1-6 wurde gefunden:

1. Die Polarisationsempfindlichkeit (PS) im UV-Bereich ist sehr gering oder nicht vorhanden; sie steigt im violetten Bereich des Spektrums an und erreicht bei ca. 400 nm einen Wert, der bis in den Rotbereich beibehalten wird (Fig. 11, 12, 13). Im sichtbaren Bereich kann die PS $>$ 2 sein (Fig. 13). Daraus folgt unmittelbar, daß im Gegensatz zu einer

Hypothese von Laughlin et al. (1975) die Längsachse der "Dipolabsorber" (11-cic-Retinal) mehr oder weniger parallel zur Achse der Mikrovilli ausgerichtet sein müssen.

2. Die unterschiedlichen PS in den verschiedenen Bereichen des Spektrums werden anhand des "Antennenpigment"-Modells (Kirschfeld et al.,1977) erklärt. Aus den vorliegenden Untersuchungen geht hervor, daß das UV-absorbierende photostabile Pigment keine dichroitischen Absorptionseigenschaften besitzt im Gegensatz zu dem im sichtbaren Bereich des Spektrums absorbieren 11-cis-Retinal des Rhodopsins (Fig. 37). Eine oft beobachtete geringe PS im UV wird auf die (geringe) Absorption des Rhodopsins im UV zurückgeführt (Fig. 38).
3. Eine von Horridge und Mimura (1975) beobachtete und gedeutete Phasenverschiebung zwischen den PS-Kurven (Amplituden bei Drehung des Polfilters von 0^{o} - 180^{o} ergeben eine $\cos^{2}$-Kurve) aus dem UV- und dem sichtbaren Bereich des Spektrums konnte in keinem Falle beobachtet werden (Fig. 11, 15-25). Damit ist eine wesentliche Voraussetzung für die von Horridge und Mimura (1975) angenommene räumliche Trennung eines "UV"- und eines "Grün"-Pigmentes in einer Zelle widerlegt.
4. Die Polarisationsmessungen an den zentralen Sehzellen führten zu den gleichen Ergebnissen wie bei den R1-6 (Fig. 26-31); die PS im sichtbaren Bereich des Spektrums können jedoch wesentlich höhere Werte erreichen (PS $\approx$ 5, Fig. 31). Geringere PS (Fig. 30)

werden mit einem höheren Anteil eines photostabilen blauabsorbierenden Pigments (Kirschfeld et al., 1978) in den R7UB im Zusammenhang gebracht.

5. Die PS der zentralen Sehzellen R8G werden von der vorgeschalteten R7UB wesentlich beeinflußt. Wie von Snyder (1973) vorausgesagt, konnte jetzt erstmals nachgewiesen werden, daß die PS von R8G im Blaubereich signifikant höher ist als im Grünbereich des Spektrums (Fig. 35).
6. Die hohen PS bei den R7 und R8 (Fig. 31, 35) widerlegen die Annahme von Järvilehto und Mooring (1974), daß es sich bei den Sehzellen R7 und R8 um ein System mit polarisations-unempfindlichen Sehzellen handelt.

6. Bei den auf Pferdefleisch aufgezogenen Fliegen ändert sich die spektrale Empfindlichkeit mit zunehmendem Alter , wenn dem Futter der adulten Fliegen das hefehaltige Fukopoll beigefügt wird (Fig. 40).
   a) Die relative Zunahme der UV-Empfindlichkeit (bezogen auf die Grünempfindlichkeit, V_{UG}) beträgt ca. 7 %/Tag (Fig. 41, 43, 44). Da auch die Grünempfindlichkeit mit wachsendem Alter zunimmt (z.B. Fig. 48, 52) kann gefolgert werden: Die Durch Vitamin-A-Mangel im Larvenfutter bedingten Nachteile in der Funktion der Sehzellen können bei geeigneter Nahrung beim adulten Wildtyp von C. erythrocephala vollständig restituiert werden. Die Restitution zumindest der relativen UV-Empfindlichkeit ist dagegen bei der Mutante "Chalky" von C. erythrocephala nicht möglich (Fig. 56).

b) Bei den R7UB kann für die relative UV-Empfindlichkeit (V_{UB}) die gleiche Abhängigkeit vom Alter beobachtet werden, wie bei den R1-6 (Fig. 54, 55). Damit lassen sich die von Smola und Meffert (1979) beobachteten und bisher nicht gedeuteten Schwankungen von V_{UB} erklären.

7. Bei den auf Pferdefleisch aufgezogenen Fliegen nimmt die PS der R1-6 mit wachsendem Alter ab (Fig. 57, 58, 61, 62). Für diese Abnahme werden zwei Mechanismen verantwortlich gemacht, die einzeln oder aber auch zusammen wirken könnten:

a) Mit der zunehmenden Restitution der Empfindlichkeit von R1-6 nimmt die Rhodopsinkonzentration in den Rhabdomeren zu. Nach Snyder (1973) verringert eine Zunahme der Pigmentkonzentration die PS (Formel siehe Seite 70).

b) Die PS kann durch Twisten (Verdrillen) der Rhabdomere verringert werden. Es ist möglich, daß bei jungen Fliegen die Rhabdomere nur wenig oder gar nicht twisten. Die altersabhängige Verringerung der PS bei den R1-6 könnte durch ein mit dem Alter der Fliege zunehmendes Twisten der Rhabdomere im Zusammenhang stehen.

8. Bei homogenem Datenmaterial (Messungen an Fliegen einer Generation) läßt sich eine Aufspaltung der R1-6 in eine Population mit hoher PS (H) und in eine Population mit niedriger PS (L) beobachten (Fig. 57-59). Die H-Population besitzt PS $\succ 2$, die L-Population PS $\prec 2$. H- und L-Population verhalten sich wie ca. 1 : 3,6.

9. Mit Hilfe der "Schnellen-Fourier-Spektralanalyse" werden die Leistungsspektren vom Rauschen des Belichtungspotentials berechnet (Pascal-Programm im Anhang auf Seite 93 - 106). Das Rauschen wird in Abhängigkeit von der Wellenlänge des Reizlichtes (334 nm und 523 nm) untersucht. Die Berechnung zeigt, daß sich die Leistungsspektren im UV (334 nm) und im Grünen (523 nm) nicht signifikant unterscheiden (Fig. 68). Daraus folgt unmittelbar, daß die von UV- und Grünlicht generierten Elementarpotentiale ("bumps") gleich sind. Damit ist gezeigt, daß im Gegensatz zu einer Hypothese von Horridge und Mimura (1975) die Absorption von UV- und Grün-Lichtquanten zu gleichen Transduktionsprozessen führt. Diese Schlußfolgerung steht im Einklang mit dem Schema in Fig. 37.

F. Literaturverzeichnis

Autrum, H.: Introduction. In: Handbook of sensory physiology, Vol.VII/6A (ed.H.Autrum),pp.1-22. Berlin-Heidelberg-New York:Springer 1979

Autrum, H., Zwehl, V. von: Die Sehzellen der Insekten als Analysatoren für polarisiertes Licht. Z.Vergl. Physiol. 46, 1-7 (1962).

Autrum, H., Zwehl, V. von: Die spektrale Empfindlichkeit einzelner Sehzellen des Bienenauges. Z.Vergl.Physiol. 48, 357-384 (1964).

Blinkov, S.M., Glezer, I.J.: The human brain in figures and tables. A quantitative handbook. Plenum Press 1968

Boschek, C.B.: On the fine structure of the peripheral retina and lamina ganglionaris of the fly, Musca domestica. Z.Zellforsch. 118, 369-409 (1971).

Boschek, B.C., Hamdorf, K.: Rhodopsin particles in the photoreceptor membrane of an insect. Z.Naturforsch. 31c, 736 (1976).

Burkhardt,D.: Spectral sensitivity and other response characteristics of single visual cells in the arthropod eye. Symp.Soc.exp.Biol. 16, 86-109 (1962).

Burkhardt,D., Wendler,L.: Ein direkter Beweis für die Fähigkeit einzelner Sehzellen des Insekten-Auges, die Schwingungsrichtung polarisierten Lichtes zu analysieren. Z.Vergl.Physiol. 43, 687-692 (1960).

DeVoe,R.D.: A nonlinear model for transient responses from light-adapted wolf spider eyes. J.Gen.Physiol. 50, 1993-2030 (1967).

Dodge,F.A., Knight,B.W., Toyoda,J.: Voltage noise in Limulus visual cells. Science 160, 88-90 (1968).

Dörrscheidt-Käfer,M.: Die Empfindlichkeit einzelner Photorezeptoren im Komplexauge von Calliphora erythrocephala. J.Comp.Physiol. 81, 309-340 (1972).

Eckert,H.: Spektrale Empfindlichkeit des Komplexauges von Musca. Kybernetik 9, 145-156 (1971).

Eckert,H.: Optomotorische Untersuchungen am visuellen System der Stubenfliege Musca domestica L. Kybernetik 14, 1-23 (1973).

Enger,E., Smola,U.: Messung der Übertragungseigenschaften einzelner Sehzellen der Fliege mittels LED. Laser + Elektro-Optik 9/2, 47-51 (1977).

Förster,T.: Fluoreszenz Organischer Verbindungen. Göttingen: Vandenhoeck und Ruprecht 1951

French,A.S., Järvilehto,M.: The dynamic behaviour of photoreceptor cells in the fly response to random (white noise) stimulation at a range of temperatures. J.Physiol. 274, 311-322 (1978).

Gemperlein,R., Smola,U.: Übertragungseigenschaften der Sehzelle der Schmeißfliege Calliphora erythrocephala. 3. Verbesserung des Signal-Störungs-Verhältnisses durch präsynaptische Summation in der Lamina ganglionaris. J.Comp.Physiol. 79, 393-409 (1972).

Gemperlein,R., Smola,U.: Die Wirkung linear polarisierten Lichtes auf die Sehzellen von Calliphora erythrocephala. J.Comp.Physiol. 87, 285-292 (1973).

Goldsmith,T.H., Fernandez,H.R.: Some photochemical and physiological aspects of visual excitation in compound eyes. In: The functional organization of the compound eye (ed.C.G.Bernhard), pp. 125-143. New York: Pergamon Press 1966

Goldsmith,T.H., Wehner,R.: Restrictions on rotational and translational diffusion of pigment in the membranes of a rhabdomeric photoreceptor. J.Gen.Physiol. 70, 453-490 (1977).

Hamdorf,K.: The physiology of invertebrate visual pigments. In: Handbook of sensory physiology, Vol.VII/6A (ed.H.Autrum),pp.145-224. Berlin-Heidelberg-New York: Springer 1979

Hardie,R.C.: Electrophysiological analysis of fly retina. I: Comparative properties of R1-6 and R7 and 8. J.Comp.Physiol. 129, 19-33 (1979).

Hardie,R.C., Franceschini,N. McIntyre,P.D.: Electrophysiological Analysis of the fly retina. II: Spectral mechanisms in R7 and R8. J.Comp.Physiol. in press (1979).

Hassenstein,B., Reichardt,W.: Systemtheoretische Analyse der Zeit-, Reihenfolgen- und Vorzeichenauswertung bei Bewegungsperzeption des Rüsselkäfers Chlorophanus. Z.Naturforsch. 11b, 513-524 (1956).

Heisenberg,M., Buchner,E.: The rôle of retinula cell types in visual behaviour of Drosophila melanogaster. J.Comp.Physiol. 117, 127-162 (1977).

Hengstenberg,R.: Das Augenmuskelsystem der Stubenfliege Musca domestica. I. Analyse der "clock-spikes" und ihrer Quellen. Kybernetik 2, 56-77 (1971).

Horridge,G.A.: Arthropod receptor optics. In: Photoreceptor optics (eds.A.W.Snyder, R.Menzel), pp. 459-478. Berlin-Heidelberg-New York: Springer 1975

Horridge,G.A., Mimura,K.: Fly photoreceptors. I. Physical separation of two visual pigments in Calliphora retinula cells 1-6. Proc.Roy.Soc.Lond.(Biol) 190, 211-224 (1975).

Järvilehto,M., Mooring,J.: Polarisation sensitivity of individual retinula cells and neurons of the fly Calliphora. J.Comp.Physiol. 81, 387-397 (1971).

Järvilehto,M., Zettler,F.: Electrophysiological-histological studies on some functional properties of visual cells and second order neurons of an insect retina. Z.Zellforsch. 136, 291-306 (1973).

Kirschfeld,K.: Discrete and graded receptor potentials in the compound eye of the fly (Musca). In: The functional organization of the compound eye (ed. C.G.Bernhard), pp. 291-307. Oxford: Pergamon Press 1966

Kirschfeld,K.: Absorption properties of photopigments in single rods, cones and rhabdomeres. In: Processing of optical data by organisms and machines (ed.W. Reichardt), pp.116-136. New York: Academic Press 1969

Kirschfeld,K., Franceschini,N., Minke,B.: Evidence for a sensitising pigment in fly photoreceptors. Nature (Lond.) 269, 386-390 (1977).

Kirschfeld,K., Franceschini,N.: Optische Eigenschaften der Ommatidien im Komplexauge von Musca. Kybernetik 5, 47-52 (1968).

Kischfeld,K., Franceschini,N.: Photostable pigments within the membrane of photoreceptors and their possible role. Biophys.Struct.Mech. 3, 191-194 (1977).

Kirschfeld,K., Snyder,A.W.: Waveguide mode effects, birefringence and dichroismus in fly photoreceptors. In: Photoreceptor optics (eds.A.W.Snyder, R.Menzel), pp. 56-77. Berlin-Heidelberg-New York: Springer 1975

Kirschfeld,K., Feiler,R., Franceschini,N.: A photostable pigment within the rhabdomere of fly photoreceptors no. 7. J.Comp.Physiol. 125, 275-284 (1978).

Knight,B.W., Toyoda,J., Dodge,F.A.: A quantitative description of excitation and inhibition in the eye of Limulus. J.Gen.Physiol. 56, 421-473 (1970).

Langer,H.: Nachweis dichroitischer Absorption des Sehfarbstoffes in den Rhabdomeren des Insektenauges. Z.Vergl.Physiol. 51, 258-263 (1965).

Langer,H.: Grundlagen der Wahrnehmung von Wellenlänge und Schwingungsebene des Lichtes. Verh.Dtsch.Zool. Ges. 30, 195-233 (1967).

Laughlin,S.B., Hardie,R.C.: Common strategies for light adaptation in the peripheral visual systems of fly and dragonfly. J.Comp.Physiol. 128, 319-340 (1978).

Laughlin,S.B., Menzel,R., Snyder,A.W.: Membranes, dichroism and receptor sensitivity. In: Photoreceptor optics (eds. A.W.Snyder, R.Menzel), pp. 237-259. Berlin-Heidelberg-New York: Springer 1975

Leutscher-Hazelhoff,J.T.: Linear and non-linear performance of transducer and pupil in Calliphora retinula cells. J.Physiol. 246, 333-350 (1975).

Leutscher-Hazelhoff,J.T., Kuiper,J.W.: Responses of the blowfly (Calliphora erythrocephala) to light flashes and to sinusoidal modulated light. Docum.Ophtal. (DenHaag) 18, 275-283 (1964).

McCann,G.D., Arnett,D.W.: Spectral and polarization sensitivity of the dipteran visual system.J.Gen.Physiol. 59, 534-558 (1972).

Meffert,P.: Lokalisierte intrazelluläre Messungen zur Spektral- und Polarisationsempfindlichkeit aus den zentralen Sehzellen der Fliege Calliphora erythrocephala. Dissertation an der Universität München, 1977

Melamed,J., Trujillo-Cenoz,O.: The fine structure of the central cells in the ommatidia of dipterans. J.Ultrastruct.Res.21, 313-334 (1968).

Menzel,R., Snyder,A.W.: Polarised light detection in the bee, Apis mellifera. J.Comp.Physiol. 88, 247-270 (1974).

Mimura,K.: Electrophysiological evidence for interaction between retinula cells in the flesh-fly. J.Comp. Physiol. 125, 209-216 (1978).

Minke,B., Kirschfeld,K.: The contribution of a sensitising pigment to the photosensitivity spectra of fly rhodopsin and metarhodopsin. J.Gen.Physiol. 73, 517-540 (1979).

Moody,M.F., Parriss,J.R.: The discrimination of polarised light by Octopus. a behavioural and morphological study. Z.Vergl.Physiol. 44, 268-291 (1961).

Pinter,R.B.: Sinusoidal and delta function responses of the visual cells of the Limulus eye. J.Gen.Physiol. 49, 565-593 (1966).

Razmjoo,S., Hamdorf,K.: Visual sensitivity and the variation of total photopigment content in the blowfly photoreceptor membrane. J.Comp.Physiol. 105, 279-286 (1976).

Reichardt,W.: The insect eye as a model for analysis of uptake, transduction, and processing of optical data in the nervous system. In: The neurosciences: Second study program (ed.F.O.Schmitt), pp. 494-511. New York: The Rockefeller University Press 1970

Rodieck,R.W.: The vertebrate retina, principles of structure and function. San Francisco: W.H. Freeman and Co. 1973

Scholes,J.: The electrical responses of the retinal receptors and the lamina in the visual system of the fly Musca. Kybernetik 6, 149-162 (1969).

Smola,U.: Voltage noise in insect visual cells. In: Neural principles in vision (eds.F.Zettler, R.Weiler), pp. 194-213. Berlin-Heidelberg-New York: Springer 1976

Smola,U., Gemperlein,R.: Übertragungseigenschaften der Sehzelle der Schmeißfliege Calliphora erythrocephala. 2. Die Abhängigkeit vom Ableitort: Retina-Lamina ganglionaris. J.Comp.Physiol. 79, 363-392 (1972).

Smola,U., Meffert,P.: Die spektrale Empfindlichkeit der zentralen Sehzellen im Auge der Schmeißfliege Calliphora erythrocephala. Verh.Dtsch.Zool.Ges. 1976, 282. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag 1976

Smola,U., Meffert,P.: The spectral sensitivity of the visual cells R7 and R8 in the eye of the blowfly Calliphora erythrocephala. J.Comp.Physiol. in press (1979).

Snyder,A.W.: Polarization sensitivity of individual retinula cells. J.Comp.Physiol. 83, 331-360 (1973).

Snyder,A.W., Miller,W.H.: Fly colour vision. Vision Res. 12, 1389-1396 (1972).

Snyder,A.W., Pask,C.: Spectral sensitivity of dipteran retinula cells. J.Comp.Physiol. 84, 59-76 (1973).

Snyder,A.W., Menzel,R., Laughlin,S.B.: Structure and function of the fused rhabdom. J.Comp.Physiol. 87, 99-135 (1973).

Stark,W.S., Ivanyshyn,A.M., Greenberg,R.M.: Sensitivity and photopigments of R1-6, a two-peaked photoreceptor, in Drosophila, Calliphora and Musca. J.Comp.Physiol. 121, 289-305 (1977).

Strausfeld,N.J.: Atlas of an insect brain. Berlin-Heidelberg-New York: Springer 1976

Waterman,T.H.: The optics of polarization sensitivity. In: Photoreceptor optics (eds. A.W.Snyder, R.Menzel), pp. 339-371. Berlin-Heidelberg-New York: Springer 1975

Wehner,R., Bernard,G.D., Geiger,E.: Twisted and non-twisted rhabdoms and their significance for polarization detection in the bee. J.Comp.Physiol. 104, 225-245 (1975).

Wyninger,R.: Insektenzucht. Stuttgart: Verlag Eugen Ulmer 1974

Zettler,F.: Die Abhängigkeit des Übertragungsverhaltens von Frequenz und Adaptationszustand; gemessen am einzelnen Lichtrezeptor von Calliphora erythrocephala. Z.Vergl.Physiol. 64, 432-449 (1969).

G. Anhang (Pascal-Programm)

```
000006 PROGRAM  TESTFFT(INPUT, OUTPUT, ERGEBNIS, LKDAT);
000464 (*          PROGRAMM   ZUM   TESTEN   VON  "FFT1"
000464             AUS  DER  IMSL - BIBLIOTHEK.
000464 DATUM:                  6. JULI.1979
000464 BEARBEITER:   AI-KE KUO,  EBERHARD ENGER      *)
000464
000464
000464 CONST
000464         PI= 3.14159265358998;
000464 TYPE
000464       XYFELD=  ARRAY[1..25000]  OF REAL;
000464       LFELD=  ARRAY[0..513]  OF  REAL;
000464       LHFELD=  ARRAY[1..257]  OF  REAL;
000464       WVEKTOR=  ARRAY[0..10]  OF  REAL;
000464       TZEILE=  RECORD
000464                              ZEILE:  PACKED  ARRAY[1..80]  OF  CHAR;
000464                              LAENGE:  0..80;
000464                              END;
000464       PROTOKOLL=  RECORD
000464                                EXPERIMENT:  TZEILE;
000464                                EXPDATUM:  TZEILE;      (*   DATUM, UHRZEIT   *)
000464                                VERSION:  INTEGER;
000464                                TIER:  TZEILE;          (*   TIERNAME, GESCHLECHT, ALTER
000464    *)
000464                                ZELLE:  TZEILE;         (*   ZELL-NUMMER, ZELL-TYP    *)
000464                                ELEKTRODE:  TZEILE;
000464                                FAKTORX:  REAL;
000464                                FAKTORY:  REAL;
000464                                FORMAT:  TZEILE;
000464                    END;
000464       PCMPARAM=  RECORD
000464                               INFORMATION:  PACKED  ARRAY[1..64]  OF  CHAR;
000464                               NKANAL:  1..3;
000464                               RATE:  REAL;             (*   IN HERTZ   *)
000464                               OFFSET:  INTEGER;
000464                               FAKTOR1, FAKTOR2, FAKTOR3:  REAL;
000464                     END;
000464       ZEITREIHE = RECORD
000464                        ANTWORT:  XYFELD;
000464                        REIZ:  LHFELD;
000464                           END;
000464       SPEKTRUM=  RECORD
000464                          FREQU:  LHFELD;
000464                          XX:  LHFELD;    (*   1-KANAL: RAUSCH-, 2-KANAL: REIZ-SPEKTRUM    *)
000464                          YY:  LHFELD;    (*   2-KANAL: ANTWORT-SPEKTRUM    *)
000464                          XY:  LFELD;      (*  KREUZ-SPEKTRUM    *)
000464                          AMPLI:  LHFELD;
000464                          PHASE:  LHFELD;
000464                          KOHAE:  LHFELD;
000464                     END;
000464
000464 VAR
000464       K,N,INDEX,IERFFT,L,LHALB1,MUE, NPOLYNOM:  INTEGER;
000474       BEZUGSLAENGE,
000474       ZEITANF,
000474       ZEITDAUER:       INTEGER;
000477       SIGNAL:  ZEITREIHE;
061751       PCM:  PCMPARAM;
061756       PSD, UEFKT:  SPEKTRUM;
072622       LKDAT, ERGEBNIS:  TEXT;
072500       BEZUG,
072500       FI, QUAD, MITTELX, DELTAFREQ, XPOLYNOM:  REAL;
072506       BILD:  PACKED  ARRAY[-2..57,-2..132]  OF  CHAR;
074216       FELDIWK:  LFELD;
```

```
075220        FELDWK:  LHFELD;
075622        POLYNOM1:  NVEKTOR;
075635        CPUZEIT:  INTEGER;
075636        DATUM:  ALFA;
075637
075637
075637
075637      (*     ------------------------------------------------    *)
075637
075637
075637    FUNCTION   DEZIBEL(P1,P0:REAL):REAL;
000005    (*     DIE FUNKTION  "DEZIBEL"  BERECHNET DAS
000005             LOGARITHMISCHE LEISTUNGSVERHAELTNIS
000005
000005                  10 * LG (P1/P0)    IN  DB                 *)
000005    CONST  FAKTOR=4.3429448819;
000005    (*     FAKTOR=10/LN(10);          *)
000005    BEGIN
000005    DEZIBEL  :=FAKTOR*LN(P1/P0);
000014    END;
000024
000024
000024      (*     ------------------------------------------------    *)
000024
000024    FUNCTION  MAX ( ANF, ENDE:  INTEGER; Z:  LFELD):  REAL;
001010    (*   FUNKTION "MAX" BESTIMMT DEN GROESSTEN WERTE EINES REELLEN
001010         FELDES "Z" ;
001010         DIE INDEXGRENZE "ENDE" MUSS GROESSER ALS "ANF" SEIN        *)
001010
001010    VAR  INDEX:  INTEGER;
001011         ZMAX:  REAL;
001012
001012    BEGIN
001012    ZMAX := Z[ANF];
000017    FOR  INDEX:=ANF+1  TO  ENDE
000017    DO
000020       IF  Z[INDEX]>ZMAX
000024       THEN  ZMAX := Z[INDEX];
000034    MAX := ZMAX;
000036    END;       (*   FUNKTION "MAX"     *)
000051
000051
000051
000051      (*     ------------------------------------------------    *)
000051
000051    FUNCTION  POTREIHE ( JOTA, MUE, NKLEIN:  INTEGER;
000066                         C: NVEKTOR)                    :  REAL;
000022      (*  DIE FUNKTION BERECHNET DEN WERT DES REGRESSIONS-POLYNOMS
000022           ZU DEM ZEITPUNKT MUE NACH DER FORMEL:
000022           POTREIHE = C[0] + MUE*(C[1] + MUE*(C[2] + MUE*( ...)))       *)
000022
000022    BEGIN
000022       IF  JOTA=NKLEIN
000014          THEN  POTREIHE:= C[JOTA]
000017          ELSE  POTREIHE:= C[JOTA] + MUE * POTREIHE( JOTA+1, MUE, NKLEIN, C);
000036       END;       (*   FUNKTION "POTREIHE"    *)
000050
000050      (*     ------------------------------------------------    *)
000050
000050
000050  FUNCTION  SUMME ( ANF, ENDE : INTEGER; Y : LHFELD ) : REAL;
000410    (*     DIE FUNKTION  "SUMME"  BERECHNET
000410
000410
```

```
                  J=ENDE
                  ******
                  *
      SUMME  =     *       Y [ J ]
                  *
                  ******
                  J=ANF


                                                                      *)

VAR  S : REAL;
     INDEX : INTEGER;
BEGIN
S := 0.0;
     FOR  INDEX:=ANF  TO  ENDE  DO  S:=S+Y[INDEX];
SUMME := S;
END;


  (*    ------------------------------------------    *)


 PROCEDURE  HAEUFIG(      N:  INTEGER; (* ANZAHL DER MESSDATEN *)
                         KL:  INTEGER; (* ANZAHL DER KLASSEN *)
                         AN:  REAL;    (* ANFANGSLAGE *)
                         BR:  REAL;    (* KLASSENBREITE *)
                          Y:  XYFELD;  (* MESSDATEN *)
                     VAR  H:  LHFELD); (* REL. HAEUFIGKEITEN *)
 EXTERN;


 PROCEDURE   RAHMEN(NZL,NSP:  INTEGER);

 (*               DEFINITION DER ACHSEN:

              NZL      .  .  -  -  -  -  -  -  -  -
               .       .  .  I  .  .  .  .  .  .  I
               .       .  .  I  .  .  .  .  .  .  I
               .       .  .  I  .  .  .  .  .  .  I
               .       .  .  I  .  .  .  .  .  .  I
               1       .  .  I  .  .  .  .  .  .  I
               0          -  -  -  -  -  -  -  -  -
              -1       .  .  I  .  .  .  .  .  .  I
              -2       .  .     .  .  .  .  .  .

                      -2 -1  0  1  2  .  .  .  .  NSP


         ZEILE    ZEILEN-NUMMER          1 (1) NZL <  57
         SPALTE   SPALTEN-NUMMER         1 (1) NSP < 132
 *)
 EXTERN;



 PROCEDURE  BILDDRU(NZL,NSP:  INTEGER);
 EXTERN;




  (*    ------------------------------------------    *)
```

```
000005    PROCEDURE  APPROXIMATION(       NPOLY:  INTEGER;
000004                                     NSTUETZ:  INTEGER;
000005                                VAR  FKTWERT:  XYFELD;
000006                                VAR  KOEFF:  NVEKTOR);
000007    EXTERN;
000007
000007
000007     (*    ------------------------------------------------   *)
000007
000007
000007 PROCEDURE LKEINGABE ( VAR  EIN:  TEXT;
000004                       VAR  PUFFER:  ZEITREIHE;
000005                       VAR  PC:    PCMPARAM;
000006                       VAR  INDEX:  INTEGER);
000007    VAR
000007       GAMMA:  REAL;
000010       BETA, ZLNR, KAPPA:  INTEGER;
000013    BEGIN
000013    RESET (EIN);
000012    WITH  PC  DO
000014        BEGIN
000014        BETA:=1;
000014        INFORMATION := '
000017        WHILE  NOT  EOLN( EIN)  DO
000021           BEGIN
000021           INFORMATION[BETA] := EIN^;
000035           GET ( EIN);
000037           BETA := BETA + 1;
000041           END;
000041        READLN ( EIN);
000043         READLN ( EIN, NKANAL);
000052         READLN ( EIN, RATE);
000061         READLN ( EIN, OFFSET);
000070         READ ( EIN, FAKTOR1);
000075         CASE  NKANAL  OF
000102            1:  READLN;
000104            2:  READLN ( EIN, FAKTOR2);
000113            3:  READLN ( EIN, FAKTOR2, FAKTOR3);
000126            END;    (*   CASE   *)
000131        INDEX := 0;
000132        WHILE  NOT  EOF( EIN)
000133        DO  BEGIN
000134            READ ( EIN, KAPPA);
000140            GAMMA := KAPPA + OFFSET;
000145            INDEX := INDEX + 1;
000146            CASE  NKANAL  OF
000152               1:  PUFFER.ANTWORT[INDEX] := FAKTOR1 * GAMMA;
000157               2:  IF  ODD(INDEX)
000160                   THEN  PUFFER.ANTWORT[1 + INDEX  DIV  2] := FAKTOR1 * GAMMA
000165                   ELSE  PUFFER.REIZ[INDEX  DIV  2] := FAKTOR2 * GAMMA;
000176            END; (*  CASE  NKANAL  *)
000200            END;
000201        INDEX := INDEX  DIV  NKANAL;
000212        END;          (*     WITH  "PC"     *)
000212    END;    (*   PROZEDUR  "LKEINGABE"   *)
000236
000236    (*    ------------------------------------------------   *)
000236
000236
000236    PROCEDURE  TABSPEKTRUM( SLD:  SPEKTRUM ;
000004                            NKA, LNR:  INTEGER);
004024    VAR  MUE:  INTEGER;
004025    BEGIN
004025    PAGE (OUTPUT);
000017    WRITELN; WRITELN;
```

```
000021    WRITELN (OUTPUT,' ',*         TABELLE DER LEISTUNGSDICHTE-SPEKTREN ');
000031    WRITELN (OUTPUT,' ',*         ************************************ ');
000041    WRITELN; WRITELN;
000043    CASE  NKA  OF
000050    1:  BEGIN
000060        WRITELN (OUTPUT,' ',*       NR.      FREQUENZ     LEISTUNGSDICHTE-SPEKTRUM     ');
000086        WRITELN (OUTPUT,' ',*                  F              PXX          PYY');
000070        WRITELN (OUTPUT,' ',*                  HZ           MIKROVOLT**2/HZ     DB');
000100        WRITELN;
000101        FOR  MUE:=0  TO  LH
000102        DO  BEGIN
000105            WRITE (OUTPUT,' ');
000107            WRITE (OUTPUT, MUE, SLD.FREQU[MUE]:10:1, '       ', SLD.XX[MUE]:12,
000137              DEZIBEL(SLD.XX[MUE],1.0):13:2);
000153            WRITELN;
000154            END;
000156        END;      (*    1-KANAL  AUSDRUCK    *)
000157    2:  BEGIN
000157        WRITELN (OUTPUT,' ',*       NR.      FREQUENZ         LEISTUNGSDICHTE-SPEKTREN');
000167        WRITELN (OUTPUT,' ',*                  F                SXX          SYY          \SXY\      PHASE');
000177        WRITELN (OUTPUT,' ',*                  HZ           MIKROVOLT**2/HZ     DB');
000207        WRITELN;
000210        FOR  MUE:=0  TO  LH
000211        DO  BEGIN
000214            WRITE (OUTPUT,' ');
000216            WRITE (OUTPUT, MUE, SLD.FREQU[MUE]:10:1);
000232            WRITE (OUTPUT, DEZIBEL(SLD.XX[MUE],1.0):13:2);
000246            WRITE (OUTPUT, DEZIBEL(SLD.YY[MUE],1.0):12:2);
000262            WRITE (OUTPUT, DEZIBEL(SLD.XY[MUE],1.0):12:2);
000276            WRITE (OUTPUT, 360.0 * SLD.XY[MUE+LH+1]:12:2);
000310            WRITELN;
000311            END;
000313        END;       (*  2-KANAL  AUSDRUCK   *)
000314    END;
000316    END;            (*   PROZEDUR  "TABSPEKTRUM"      *)
000401
000401
000401    (*    ------------------------------------------   *)
000401
000401
000401    PROCEDURE  TABUEBERTRAGUNG (      U:  SPEKTRUM   ;
000004                                    LH:  INTEGER);
004023
004023    VAR
004023        MUE:  INTEGER;
004024    BEGIN
004024    PAGE(OUTPUT);
000017    WRITELN; WRITELN;
000021    WRITELN (OUTPUT,' ',*       TABELLE FUER DIE UEBERTRAGUNGSFUNKTION ');
000031    WRITELN (OUTPUT,' ',*       ********************************** ');
000041    WRITELN (OUTPUT,'       FREQUENZ   AMPLITUDE       PHASE          KOHAERENZ ');
000047    WRITELN; WRITELN;
000051  FOR  MUE:=0  TO  LH
000052  DO  BEGIN
000055      WRITE (OUTPUT,' ');
000057      WRITE (OUTPUT, MUE, U.FREQU[MUE]:10:1, U.AMPLI[MUE]:12:5, U.PHASE[MUE]:7:1);
000113      IF  U.KOHAE[K]>1.00
000116      THEN  WRITE (OUTPUT,'   *****')
000125      ELSE  WRITE (OUTPUT,U.KOHAE[K]:8:3);
000135      WRITELN;
000136      END;
000140    END;       (*   PROZEDUR  "TABUEBERTRAGUNG"   *)
000171
000171    (*    ------------------------------------------   *)
000171
```

```
000171
000171
000171
000171 PROCEDURE  FTFFT1(VAR  X:  XYFELD; VAR Y:  LHFELD;
000005                   VAR  N, L, IND:  INTEGER;
000010                   VAR  PSX, PAY:  LHFELD;
000012                   VAR  XKS, IKS:  LOCAL;
000014                   VAR  WK:  LHFELD;
000015                   VAR  IER:  INTEGER   );
000016 FORTRAN;
000016
000016
000016     (*     ------------------------------------------   *)
000016
000016 BEGIN           (*  TESTFFT   *)
075637 CPUZEIT := CLOCK;
000042 DATE (DATUM);
000043 PAGE(OUTPUT);
000047 WRITELN (OUTPUT,' ','      DATUM:
000056          DATUM);
000064 WRITELN;
000065
000065               (*      EINGABE VON EXTERNEN DATEN    *)
000065
000065 LKEINGABE ( LKDAT, SIGNAL, PCM, N);
000070 WRITELN (OUTPUT,' ','      INFORMATION:   ', PCM.INFORMATION);
000105 WRITELN;
000106 WRITELN (OUTPUT,' ','      ANZAHL DER PCM-KANAELE:                    <= ',
000135          PCM.MKANAL );
000122 WRITELN;
000123 WRITELN (OUTPUT,' ','      ANZAHL DER EINGELESENEN MESSWERTE JE KANAL:  ', N);
000137 WRITELN;
000140 WRITELN (OUTPUT,' ','      ERSTER MESSWERT IN MIKRO-VOLT:                    ',
000147          SIGNAL.ANTWORT[1]:10:1);
000155 WRITELN;
000156 WRITELN (OUTPUT,' ','      ABTASTRATE IN HERTZ:                         FA=  ',
000165          PCM.RATE:10:1);
000173 WRITELN;
000174 READLN ( INPUT, BEZUGSLAENGE);
000200 READLN ( INPUT, ZEITANF);
000204 READLN ( INPUT, ZEITDAUER);
000210 READLN ( INPUT, L);
000214 READLN ( INPUT, NPULYNOM);
000220 DELTAFREQ := PCM.RATE/L;
000224 WRITELN(OUTPUT,' ','      BEZUGSLAENGE IN MILLISEKUNDEN:
000233          1000.0*BEZUGSLAENGE/PCM.RATE:10:1);
000244 WRITELN;
000245 WRITELN (OUTPUT,' ','      ANZAHL DER FREQUENZ-PUNKTE:                  L= ', L):
000261 WRITELN;
000262 WRITELN (OUTPUT,' ','      BANDBREITE IN HERTZ:                           ',
000271          DELTAFREQ:10:2);
000277 WRITELN;
000300
000300               (*   VERSCHIEBEN DER ANTWORT AUF RUHESPANNUNG = 0 MILLIVOLT  *)
000300   BEZUG := 0.0;
000301   FOR  MUE:=1  TO  BEZUGSLAENGE
000301   DO
000303      BEZUG := BEZUG + SIGNAL.ANTWORT[MUE];
000312   BEZUG := BEZUG / BEZUGSLAENGE;
000316   FOR  MUE:=1  TO  N  DO
000320        SIGNAL.ANTWORT[MUE] := SIGNAL.ANTWORT[MUE] - BEZUG;
000332
000332               (*      UMSPEICHERN IM  "XYFELD"  FUER DIE BERECHNUNGEN    *)
000332 IF  ZEITANF>1
000332 THEN  BEGIN
```

```
000334        FOR  MUE:=1  TO  ZEITDAUER
000334        DO  BEGIN
000337            SIGNAL.ANTWORT[MUE] := SIGNAL.ANTWORT[MUE + ZEITANF - 1];
000342            IF   PCM.KANAL=2
000346             THEN   SIGNAL.REIZ[MUE] := SIGNAL.REIZ[MUE + ZEITANF - 1];
00035E            END;
000360        END;
000360 ZEITDAUER := ( ZEITDAUER  DIV  1024 ) * 1024;
000363 N := ZEITDAUER;              (*   GEAENDERTER WERT FUER  "N"   *)
000363 WRITELN (OUTPUT,' ',' ',      AUSGEWERTETE MESSWERTE JE KANAL:
000372           ZEITDAUER);
000377 WRITELN;
000400 WRITELN (OUTPUT,' ',' ',      ANALYSIERDAUER IN SEKUNDEN:
000407          N / PCM.RATE:10:2);
000420 WRITELN;
000421 WRITELN (OUTPUT,' ',' ',      ',ZEITANF:5,'. MESSWERT IN MIKRO-VOLT:
000441          SIGNAL.ANTWORT[ZEITANF]:11);
000447 WRITELN;
000450 (*   TREND-BEREINIGUNG VON  "SIGNAL.ANTWORT"   *)
000450 APPROXIMATION ( NPOLYNOM, N, SIGNAL.ANTWORT, POLYNOM1);
000454 FOR  MUE:=1  TO  N
000455 DO  BEGIN
000460     NPOLYNOM := POTREIHE( 0, MUE, NPOLYNOM, POLYNOM1);
000464     SIGNAL.ANTWORT[MUE] := SIGNAL.ANTWORT[MUE] - NPOLYNOM;
000473   END;
000475 QUAD := 0.0;
000476 FOR  MUE:=1  TO  N  DO
000500    QUAD := QUAD + SQR(SIGNAL.ANTWORT[MUE]);
000515 QUAD := QUAD/( 1.0E+6 * N );       (* SKALIERUNG DER VARIANZ *)
000525 WRITELN (OUTPUT,' ',' ',      VARIANZ DER ANTWORT IN MILLI-VOLT**2:
000524    QUAD:11:3);
000532 WRITELN;
000533 QUAD := SQRT (QUAD);
000535 WRITELN (OUTPUT,' ',' ',      STANDARDABWEICHUNG VON "X" IN MILLI-VOLT:
000545    QUAD:11:3);
000553 WRITELN;
000554
000554 (*   AUFRUF DES FORTRAN-UNTERPROGRAMMS "FFTFT1"   *)
000554 (*   SKALIERUNG DER SPEKTRALEN LEISTUNGSDICHTEN   *)
000554 LHALBE := L  DIV  2;
000556 FOR  K:=0  TO  LHALBE
000556 DO  PSD.FREQ[K] := K * DELTAFREQ;
000567 CASE  PCM.KANAL  OF
000574 1:  BEGIN
000574     INDFT := -1;
000576     FFTFT1 ( SIGNAL.ANTWORT, SIGNAL.REIZ, N, L, INDFT, PSD.XX, PSD.YY,
000604              PSD.XY, FELDIWK, FELDWK, IERFT);
000621 IF  IERFT<>0
000621 THEN  WRITELN (OUTPUT,' ',' ',      FEHLER IN "FFTFT1":     IER=', IERFT:5);
000636     FOR  K:=0  TO  LHALBE
000637     DO  PSD.XX[K] :=  PSD.XX[K]/PCM.RATE;
000651     END;
000652 2:  BEGIN
000652     (*   MITTEL VON "REIZ" ZU NULL SETZEN
000652     MITTELX := 0.0;
000652     FOR  MUE:= 1  TO  N
000652     DO  MITTELX := MITTELX + SIGNAL.REIZ[MUE];
000652     FOR  MUE:= 1  TO  N
000652     DO  SIGNAL.REIZ[MUE] := SIGNAL.REIZ[MUE] - MITTELX;
000652     INDFT := +1;
000652     FFTFT1 ( SIGNAL.REIZ, SIGNAL.ANTWORT, N, L, INDFT, PSD.XX, PSD.YY,
000652              PSD.XY, FELDIWK, FELDWK, IERFT);
000652        *)
000652 IF  IERFT<>0
000652 THEN  WRITELN (OUTPUT,' ',' ',      FEHLER IN "FFTFT1":     IER=', IERFT:5);
```

```
000670     FOR  K:=0  TO  LHALBE
000671     DO  BEGIN
000674         PSD.YY[K] := PSD.YY[K]/PCM.RATE;
000702         PSD.XY[K] := PSD.XY[K]/PCM.RATE;
000707         PSD.XY[K] := PSD.XY[K]/(PCM.RATE*PCM.RATE);
000714         PSD.FREQU[K] := K * DELTAFREQ;
000722          (*   UEBERTRAGUNGS-FUNKTION   *)
000722         PSD.KOHAE[K] := PSD.XY[K] / ( PSD.XX[K]*PSD.YY[K] );
000733         PSD.KOHAE[K] := SQRT (PSD.KOHAE[K]);
000745         PSD.AMPLI[K] := 20*LOG(PSD.XY[K]) / LOG(10);
000763         PSD.PHASE[K] := 360.0 * PSD.XY[K*LHALBE+1];
000772         END;
000774     END;     (*    2-KANAL    *)
000775     END;     (*   CASE  PCM.NKANAL    *)
000777 WRITELN (OUTPUT,' ',' '      VARIANZ NACH PARSEVAL-FORMEL IN MILLI-VOLT**2:
001006          SUMME(0,LHALBE,PSD.XX) * 2.0 * DELTAFREQ / 1.0E+6 :6:3 );
001021 WRITELN;
001022 TABSPEKTRUM(PSD,PCM.NKANAL,LHALBE);
001025 WRITELN;
001026 IF  PCM.NKANAL=2
001026    THEN  TABUEBERTRAGUNG(PSD,LHALBE);
001032 CPUZEIT := CLOCK - CPUZEIT;
001034 WRITELN (OUTPUT,' ',' '      VERBRAUCHTE CPU-ZEIT IN MILLISEKUNDEN: ', CPUZEIT);
001050 END.


    END  COMPILER      0.799 CP SECONDS
```

TABELLE DER LEISTUNGSDICHTE-SPEKTREN

NR.	FREQUENZ F HZ	LEISTUNGSDICHTE-SPEKTRUM PNN MIKROVOLT**2/HZ	PNN DB
0	0	[illegible]	42.16
1	4.9	1.230E+004	40.90
2	9.8	1.353E+004	41.31
3	14.6	[illegible]	41.15
4	19.5	1.120E+004	40.49
5	24.4	[illegible]	39.22
6	29.3	[illegible]	33.70
7	34.2	7.[illegible]E+003	38.56
8	39.1	4.[illegible]E+003	36.08
9	43.9	3.330E+003	35.22
10	48.8	[illegible]	38.25
11	53.7	4.446E+003	36.48
12	58.6	[illegible]	33.15
13	63.5	1.806E+003	32.57
14	68.4	1.219E+003	30.86
15	73.2	9.422E+002	29.74
16	78.1	[illegible]	27.09
17	83.0	[illegible]	27.69
18	87.9	3.576E+002	25.53
19	92.8	[illegible]	24.66
20	97.7	1.937E+002	22.87
21	102.5	[illegible]	23.17
22	107.4	[illegible]	22.64
23	112.3	1.360E+002	21.33
24	117.2	8.337E+001	19.21
25	122.1	9.594E+001	19.82
26	127.0	[illegible]	17.12
27	131.8	[illegible]	17.89
28	136.7	5.308E+001	17.00
29	141.6	[illegible]	16.29
30	146.5	1.125E+002	20.51
31	151.4	1.376E+002	21.39
32	156.2	3.493E+001	15.44
33	161.1	[illegible]	14.47
34	166.0	[illegible]	14.86
35	170.9	[illegible]	14.57
36	175.8	2.885E+001	14.60
37	180.7	[illegible]	14.69
38	185.5	[illegible]	13.12
39	190.4	[illegible]	12.87
40	195.3	1.853E+001	12.68
41	200.2	[illegible]	13.09
42	205.1	[illegible]	10.59
43	210.0	[illegible]	12.09
44	214.8	[illegible]	11.76
45	219.7	[illegible]	12.90
46	224.6	[illegible]	12.07
47	229.5	[illegible]	11.12
48	234.4	[illegible]	10.32
49	239.3	[illegible]	10.76
50	244.1	[illegible]	11.62
51	249.0	[illegible]	15.36
52	253.9	[illegible]	11.90
53	258.8	1.340E+001	11.27

54	263.7	[illegible]	10.73
55	268.6	[illegible]	11.46
56	273.4	1.115E+001	10.47
57	278.3	[illegible]	11.1[illegible]
58	283.2	[illegible]	12.15
59	288.1	1.547E+001	11.9[illegible]
60	[illegible]	[illegible]	[illegible]
61	297.9	1.354E+001	11.32
62	302.7	1.219E+001	10.[illegible]
63	307.6	1.206E+001	10.81
64	312.5	1.321E+001	11.21
65	317.4	1.425E+001	11.54
66	322.3	1.514E+001	11.83
67	327.1	1.574E+001	11.97
68	332.0	[illegible]	10.75
69	336.9	[illegible]	10.09
70	341.8	7.743E+000	8.69
71	346.7	1.019E+001	10.06
72	351.6	1.426E+001	11.54
73	356.4	1.13[illegible]E+001	10.55
74	361.3	1.031E+001	10.13
75	366.2	1.515E+001	11.81
76	371.[illegible]	1.697E+001	12.27
77	376.0	1.059E+001	10.25
78	380.9	1.006E+001	10.03
79	385.7	9.029E+000	9.56
80	390.6	[illegible]	10.05
81	395.5	1.167E+001	10.67
82	400.4	1.279E+001	11.07
83	405.3	[illegible]	10.04
84	410.2	8.771E+000	9.43
85	415.0	[illegible]	10.03
86	419.9	1.307E+001	11.16
87	424.6	[illegible]	9.45
88	429.7	1.373E+001	11.35
89	434.6	[illegible]	9.07
90	439.5	[illegible]	9.03
91	444.3	7.980E+000	9.02
92	449.2	1.134E+001	10.54
93	454.1	[illegible]	10.02
94	459.0	9.755E+000	9.89
95	463.9	[illegible]	10.18
96	[illegible]	[illegible]	9.12
97	[illegible]	[illegible]	9.81
98	478.5	[illegible]	[illegible]
99	483.4	[illegible]	7.78
100	[illegible]	[illegible]	9.49
101	493.2	[illegible]	9.64
102	498.0	[illegible]	9.83
103	[illegible]	[illegible]	9.28
104	507.8	[illegible]	8.86
105	512.7	[illegible]	9.85
106	517.6	[illegible]	9.69
107	522.5	[illegible]	9.82
108	527.3	[illegible]	9.29
109	532.2	[illegible]	7.39
110	537.1	6.471E+000	8.11
111	542.0	[illegible]	9.90
112	546.9	[illegible]	10.16
113	551.8	[illegible]	9.68
114	556.6	[illegible]	9.80
115	561.5	[illegible]	9.30
116	566.4	7.346E+000	8.66
117	571.3	9.315E+000	9.69
118	576.2	[illegible]	9.49

119	[illegible]	[illegible]	8.16
120	585.9	[illegible]	9.25
121	[illegible]	[illegible]	9.86
122	[illegible]	[illegible]	6.95
123	[illegible]	[illegible]	7.27
124	605.5	[illegible]	7.66
125	[illegible]	[illegible]	9.34
126	615.2	7.344E+000	8.65
127	620.1	6.985E+000	8.44
128	625.0	[illegible]	9.73
129	629.9	[illegible]	6.24
130	634.8	[illegible]	7.39
131	639.6	[illegible]	6.28
132	644.5	[illegible]	5.90
133	649.4	[illegible]	5.67
134	654.3	2.912E+000	4.17
135	659.2	2.934E+000	4.63
136	664.1	2.829E+000	4.52
137	668.9	2.552E+000	4.07
138	673.8	2.749E+000	4.39
139	678.7	[illegible]	3.31
140	683.6	1.931E+000	2.66
141	688.5	1.813E+000	[illegible]
142	693.4	1.804E+000	2.57
143	698.2	1.770E+000	2.45
144	703.1	1.467E+000	1.65
145	708.0	[illegible]	0.13
146	712.9	1.079E+000	0.33
147	717.8	1.049E+000	0.29
148	722.7	[illegible]	[illegible]
149	727.5	8.347E-001	-3.78
150	732.4	7.899E-001	-1.02
151	737.3	[illegible]	-3.70
152	742.2	7.369E-001	-1.33
153	747.1	[illegible]	-2.23
154	752.0	7.369E-001	-1.33
155	756.8	6.120E-001	-2.41
156	761.7	6.996E-001	-3.[illegible]
157	766.6	[illegible]	-4.60
158	771.5	[illegible]	-4.4
159	776.4	[illegible]	-5.17
160	781.3	5.574E-001	-5.89
161	786.[illegible]	[illegible]	-6.11
162	791.0	[illegible]	-6.54
163	795.9	[illegible]	-6.83
164	800.8	[illegible]	-6.94
165	805.7	[illegible]	-7.17
166	810.5	[illegible]	[illegible]
167	815.4	[illegible]	[illegible]
168	820.3	[illegible]	-7.[illegible]
169	825.2	[illegible]	-8.17
170	830.1	1.841E-001	-7.23
171	835.0	1.232E-001	-9.10
172	839.8	[illegible]	-8.75
173	844.7	1.363E-001	-7.73
174	849.6	[illegible]	[illegible]
175	854.5	[illegible]	-8.70
176	859.4	[illegible]	-8.92
177	864.3	[illegible]	-10.24
178	869.1	[illegible]	-9.78
179	874.0	1.216E-001	-9.15
180	878.9	[illegible]	-9.42
181	883.8	8.603E-002	-10.62
182	888.7	7.575E-002	-11.21
183	893.6	8.551E-002	-10.68

184	894.4	8.[illegible]E-002	-10.79
185	903.3	8.173E-002	-10.52
186	908.2	[illegible]	-10.76
187	913.1	8.[illegible]6E-002	-10.94
188	918.0	[illegible]	-10.82
189	922.9	[illegible]	-11.76
190	927.7	6.[illegible]7E-002	-12.16
191	932.6	5.[illegible]4E-002	-12.97
192	937.5	4.211E-002	-13.75
193	942.4	4.543E-002	-13.43
194	947.3	6.399E-002	-11.94
195	952.1	5.975E-002	-12.24
196	957.0	7.[illegible]E-002	-11.68
197	961.9	7.202E-002	-11.43
198	966.8	5.527E-002	-12.58
199	971.7	5.420E-002	-12.66
200	976.6	4.890E-002	-13.11
201	981.4	4.821E-002	-13.17
202	986.3	4.949E-002	-13.05
203	991.2	4.473E-002	-13.49
204	996.1	4.637E-002	-13.34
205	1001.0	3.961E-002	-14.02
206	1005.9	5.034E-002	-12.98
207	1010.7	5.105E-002	-12.92
208	1015.6	3.975E-002	-14.01
209	1020.5	2.969E-002	-15.36
210	1025.4	3.912E-002	-14.08
211	1030.3	3.813E-002	-14.42
212	1035.2	3.679E-002	-15.12
213	1040.0	4.373E-002	-13.59
214	1044.9	3.226E-002	-14.91
215	1049.8	4.312E-002	-13.65
216	1054.7	4.709E-002	-13.27
217	1059.6	4.867E-002	-13.13
218	1064.5	3.895E-002	-14.10
219	1069.3	2.686E-002	-15.71
220	1074.2	2.759E-002	-15.59
221	1079.1	4.004E-002	-13.98
222	1084.0	3.916E-002	-14.07
223	1088.9	3.326E-002	-14.78
224	1093.7	3.295E-002	-14.87
[illegible]	1098.6	[illegible]	-15.98
226	1103.5	3.387E-002	-14.70
227	1108.4	4.002E-002	-13.97
228	1113.3	5.276E-002	-12.78
229	1118.2	4.[illegible]E-002	-13.13
230	1123.0	2.293E-002	-16.40
231	1127.9	3.226E-002	-14.93
232	1132.8	3.527E-002	-14.53
233	1137.7	4.310E-002	-13.66
234	1142.6	4.130E-002	-13.84
235	1147.5	3.049E-002	-15.16
236	1152.3	2.927E-002	-15.49
237	1157.2	3.543E-002	-15.95
238	1162.1	3.130E-002	-15.04
239	1167.0	3.792E-002	-14.21
240	1171.9	3.578E-002	-14.46
241	1176.8	3.782E-002	-14.22
242	1181.6	2.[illegible]E-002	-15.44
243	1186.5	3.942E-002	-14.04
244	1191.4	3.[illegible]E-002	-14.80
245	1196.3	2.785E-002	-15.25
246	1201.2	3.769E-002	-14.01
247	1206.1	3.603E-002	-14.43
248	1210.9	3.141E-002	-15.03

249	1215.8	3.799E-002	-14.20
250	1220.7	4.756E-002	-13.93
251	1225.6	2.693E-002	-15.71
252	1230.5	2.459E-002	-16.10
253	1235.4	2.525E-002	-15.98
254	1240.2	3.536E-002	-14.52
255	1245.1	3.[illegible]4E-002	-14.19
256	1250.0	3.701E-002	-14.32

VERBRAUCHTE CPU-ZEIT IN MILLISEKUNDEN: 3950

```
D C EN 04        UJ501AA

                    LEIBNIZ-RECHENZENTRUM DER BAYERISCHEN AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN, MUENCHEN

                                          DATUM / UHRZEIT • 79-07-09 / 20149152

                              BENUTZER-AUFTRAGSKENNZEICHEN • DCEN04

                                          BENUTZER-NUMMER • UJ501AA

                                SYSTEM-AUFTRAGSKENNZEICHEN • AUBI024P

                                          BETRIEBSSYSTEM • NOS4.0388L0/790702.
```

```
     FULL  DAYFILE.  79/07/09. 13.29.09.*13.19.46* PAGE    1
13.19.46.$CHARGE,U1905001F,STD.
13.20.10.BANNID,CEN04.
13.20.20.$ENQUIRE,JN.
13.20.33.$CATLIST.
13.21.06.$GET,CCLPROZ.
13.21.16.ASSIGN,MS,  TPUT.
13.21.16.MS, ASSIGNED TO  OUTPUT.
13.21.47.$BEGIN,RECHNE1,CCLPROZ,MYPROG=TESTFFT,MY
13.21.47.DATA=C319219.
13.21.49.*   KOMMANDO-PROZEDUR
13.21.49.*   FUER PASCAL PROGRAMM   TESTFFT
13.21.49.*   UND DEN DATEN    LKDAT
13.21.49.*   DATUM        4. 7. 1979
13.21.49.*   DIE DATEN SIND IN DER DATEI "LKDAT"
13.21.49.RETURN,LKDAT.
13.21.49.GET,C319219.
13.21.51.COPYBR,C319219,LKDAT.
13.21.53. COPY COMPLETE.
13.21.53.REWIND,LKDAT.
13.21.53.*
13.21.53.MAP=OFF.
13.21.53.RETURN,LGO,LAUF,PASLIS.
13.21.53.GET,PROCFIL/UN=LPZBIB,NA.
13.21.56.*   LADEN DES INTERAKTIVEN LAUFZEITSYSTE
13.21.56.MS
13.21.57.BEGIN,PASCSYS,PROCFIL,TT.
13.22.06.*** START PASCSYS *************************
13.22.06.ATTACH(PASCAL/UN=LPZBIB,M=R,NA)
13.22.14.IFE($TT$.NE.$TT$,TT)
13.22.14.ELSE(TT)
13.22.14.ATTACH(PASCLIB=PASCINT/UN=LPZBIB,M=R,NA)
13.22.17.RFL(60000)
13.22.17.REDUCE(-)
13.22.18.REVERT. *** PASCAL INTERAKTIV ***********
13.22.19.*   PROGRAMM FUER FETTDRUCK
13.22.19.GET,TESTFFT.
13.22.23.GET,ZOOLFTN,ZOOLPAS/UN=UJ501AA.
13.22.32.PASCAL,TESTFFT,PASLIS.
13.22.33.- LOAD FL 041405        RUN FL 060000
13.22.34.- PASCAL VERSION 2.1  15/6/76
13.23.04.      END  COMPILER      0.799 CP SECONDS
13.23.04.REWIND,PASLIS.
13.23.04.ATTACH,HEAVY/UN=LPZBIB,NA.
13.23.05.HEAVY,PASLIS,OUTPUT.
13.23.05.- LOAD FL 002546        RUN FL 060000
13.23.15.RFL,240000.
13.23.15.REDUCE,-.
13.24.04.LDSET,LIB=ZOOLFTN/ZOOLPAS.
13.24.04.LOAD,LGO.
13.24.04.NOGO,LAUF.
13.24.07.  CM LWA+1 = 17654B, LOADER USED  34100B
13.24.07.LAUF.
13.24.07.- LOAD FL 017654        RUN FL 240000
13.28.48.RFL,60000.
13.28.48.REDUCE,-.
13.28.48.REVERT.***RECHNE1**************
13.29.09.$DAYFILE.



20.51.05.UCLP, 9842,       1.500KLNS.
```

DATUM: 79/07/09.

INFORMATION: C319219 P1-6, 523MM, FILTER 1-3-4; OF 3,03

ANZAHL DER PCM-KANAELE: K= 1

ANZAHL DER EINGELESENEN MESSWERTE JE KANAL: 16383

ERSTER MESSWERT IN MIKRO-VOLT: -17.500

ABTASTRATE IN HERTZ: FA= 2500.0

BEZUGSLAENGE IN MILLISEKUNDEN: 1.0

ANZAHL DER FREQUENZ-PUNKTE: L= 512

BANDBREITE IN HERTZ: 4.88

AUSGEWERTETE MESSWERTE JE KANAL: 16384

ANALYSIERDAUER IN SEKUNDEN: 6.55

2090. MESSWERT IN MIKRO-VOLT: 11904.0

ORDNUNG DES REGRESSIONS-POLYNOMS: 1

KOEFFIZIENTEN DES LINEAREN GLEICHUNGS-SYSTEMS:
1 1.638E+004 1.342E+008 1.851E+008
2 1.342E+008 1.466E+012 1.451E+012

POLYNOM-KOEFFIZIENTEN: C(0) = .[illegible]

POLYNOM-KOEFFIZIENTEN: C(1) = -1.7966E-001

MITTELWERT DER ANTWORT IN MILLI-VOLT: 11.297

VARIANZ DER ANTWORT IN MILLI-VOLT**2: 1.152

STANDARDABWEICHUNG VON "X" IN MILLI-VOLT: 1.073

VARIANZ NACH PARSEVAL-FORMEL IN MILLI-VOLT**2: 1.174

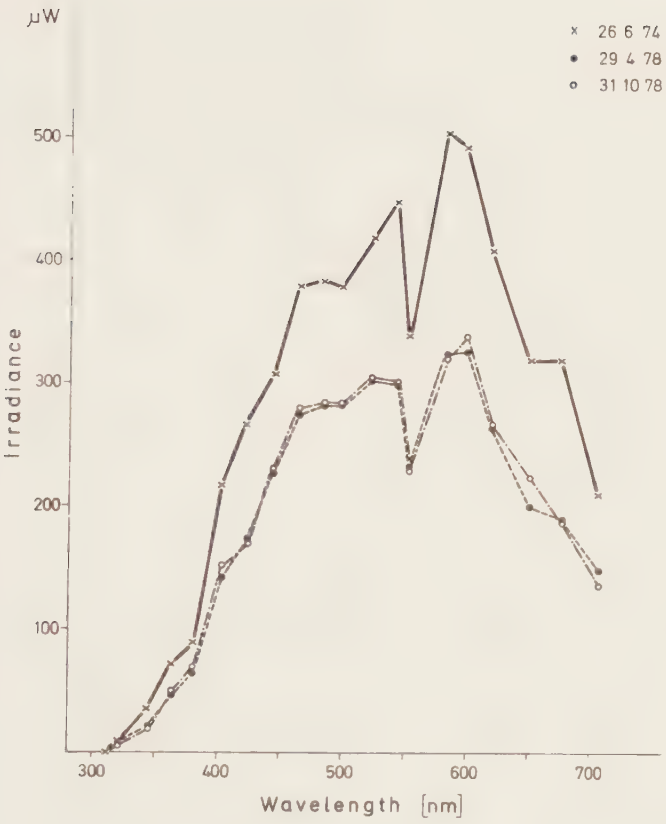

Fig. 1 Strahlungsdichte der monochromatischen Lichtreize beim Auftreffen auf das Fliegenauge ohne Abschwächung durch Neutralgraufilter. Die Energie nimmt mit dem Alter der Lampe ab. Sie blieb jedoch im Versuchszeitraum (1978) weitgehend konstant.

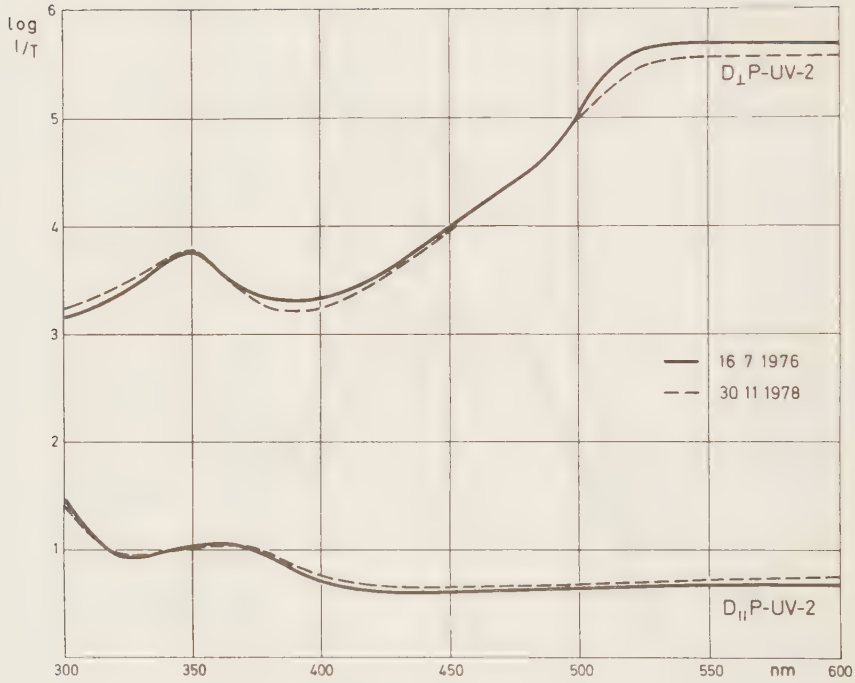

Fig. 2 Spektrale Dichten von je zwei gleichen Polarisatoren P-UV-2 in Abhängigkeit vom Alter.

$D_{\perp}$ P-UV-2: Zwei Polarisatoren bei gekreuzter Stellung ihres Kristallgitters.

$D_{\parallel}$ P-UV-2: Zwei Polarisatoren bei paralleler Stellung ihres Kristallgitters.

Fig. 3 a - c Zeitlicher Verlauf des Ruhepotentials während der Untersuchung einer Sehzelle R1-6.
Die senkrechten Ausschläge auf den Registrierstreifen markieren ein Belichtungspotential (wegen der Trägheit des Schreibers kann die Amplitude diesen Registrierungen nicht entnommen werden; die Amplituden werden gleichzeitig vom Schirm eines Oszillographen abgefilmt).
Aus Platzgründen ist der Registrierstreifen in 8 aufeinanderfolgende Abschnitte aufgetrennt worden, die in der Reihenfolge I - VIII in Fig. 3 a - c angeordnet sind.
Die Zeitachse verläuft von rechts nach links.
In Fig. 3 a,I ist die Messung der Kennlinie und der spektralen Empfindlichkeit registriert. In Fig. 3 a,II - Fig. 3 c,VIII sind die Messungen zur Polarisationsempfindlichkeit in Abhängigkeit von der Wellenlänge zu sehen. Vor der Drehung des Polfilters sind die Adaptationslichtreize zu sehen. Mit der Polfilterstellung "0^{o}" beginnen die eigentlichen Messungen zur Polarisationsempfindlichkeit. Die Amplituden bei den Polfilterstellungen zwischen 0^{o} und 180^{o} werden vom Schirm des Oszillographen abgefilmt (s. z.B. Fig. 11).
In Fig. 3 c,VIII (rechts) beginnt das Ruhepotential "wegzulaufen", die Zelle wird langsam funktionsuntüchtig. Die Messungen werden daraufhin abgebrochen.
Bmerkenswert ist die geringe Änderung des Ruhepotentials während der Untersuchung der Zelle (Maßstab s. Fig. 3 a,II).
Weiteres siehe Text.

Fig. 3a

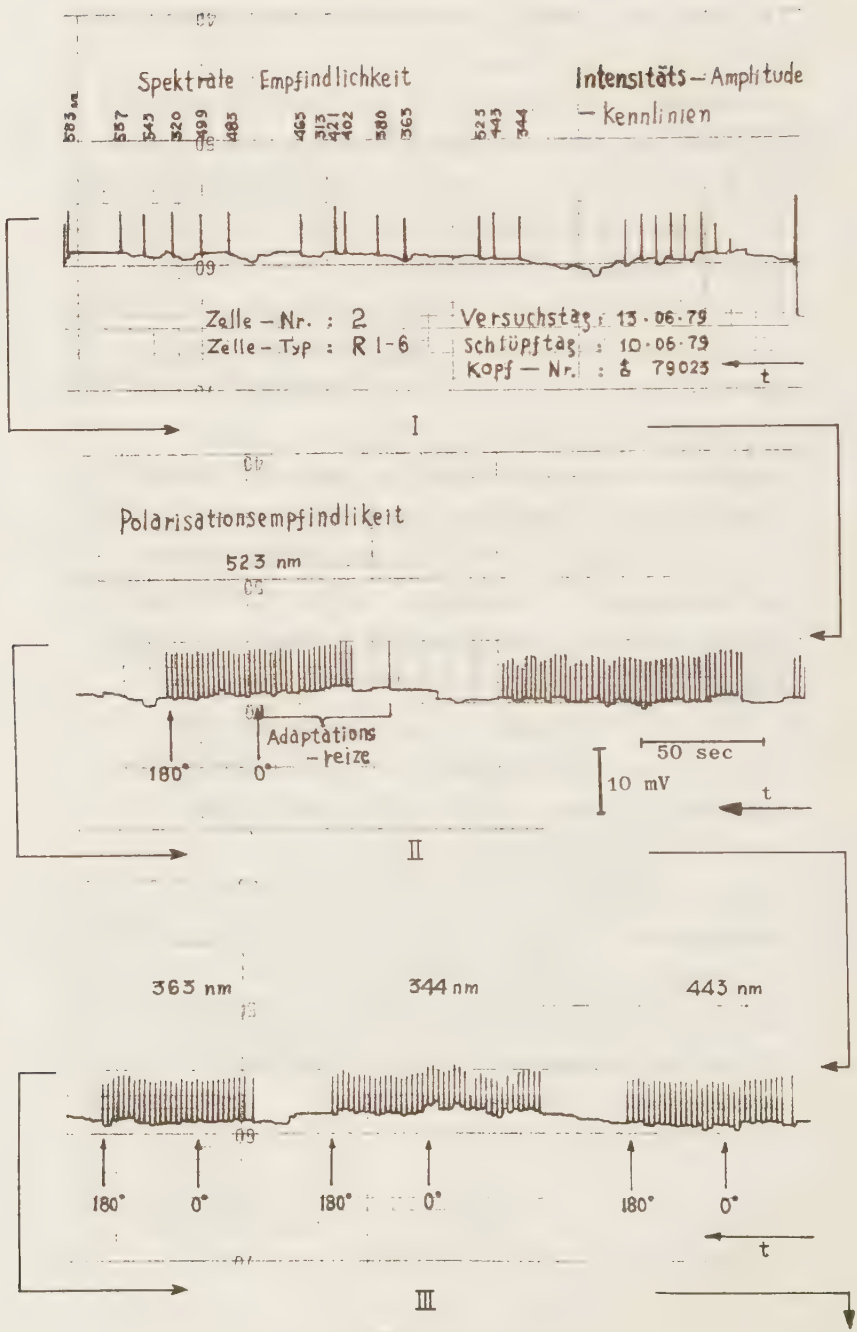
Spektrale Empfindlichkeit
Intensitäts – Amplitude – Kennlinien
583 nm
557
543
520
499
485
465
313
421
402
380
365
523
443
344
Zelle – Nr. : 2
Zelle – Typ : R 1-6
Versuchstag : 13·06·79
Schlüpftag : 10·06·79
Kopf – Nr. : ♂ 79023
t
I
Polarisationsempfindlichkeit
523 nm
Adaptations – reize
180°
0°
50 sec
10 mV
t
II
363 nm
344 nm
443 nm
180°
0°
180°
0°
180°
0°
t
III

Fig. 3b

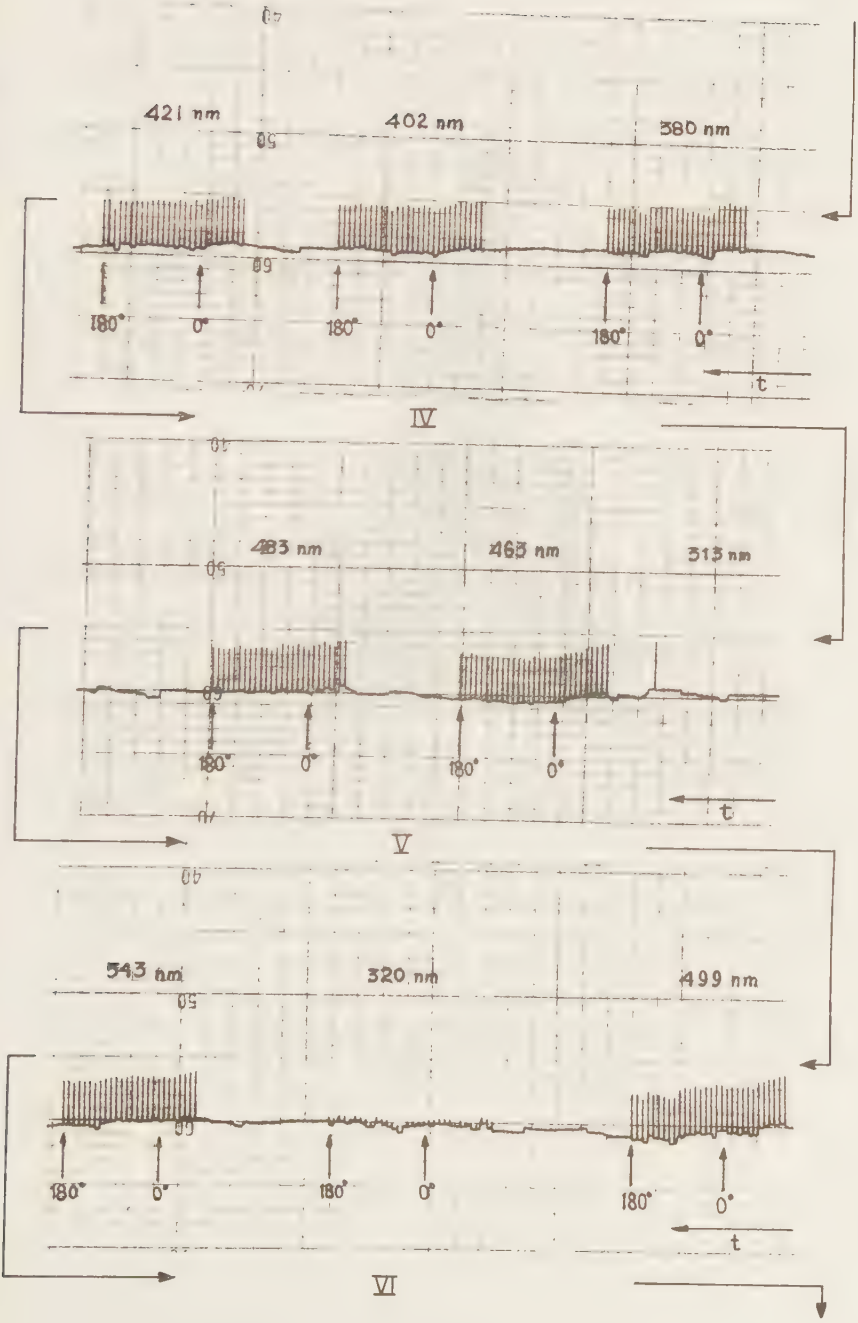
421 nm
402 nm
380 nm
180°
0°
180°
0°
180°
0°
t
IV
483 nm
465 nm
313 nm
180°
0°
180°
0°
t
V
543 nm
320 nm
499 nm
180°
0°
180°
0°
180°
0°
t
VI

Fig. 3c

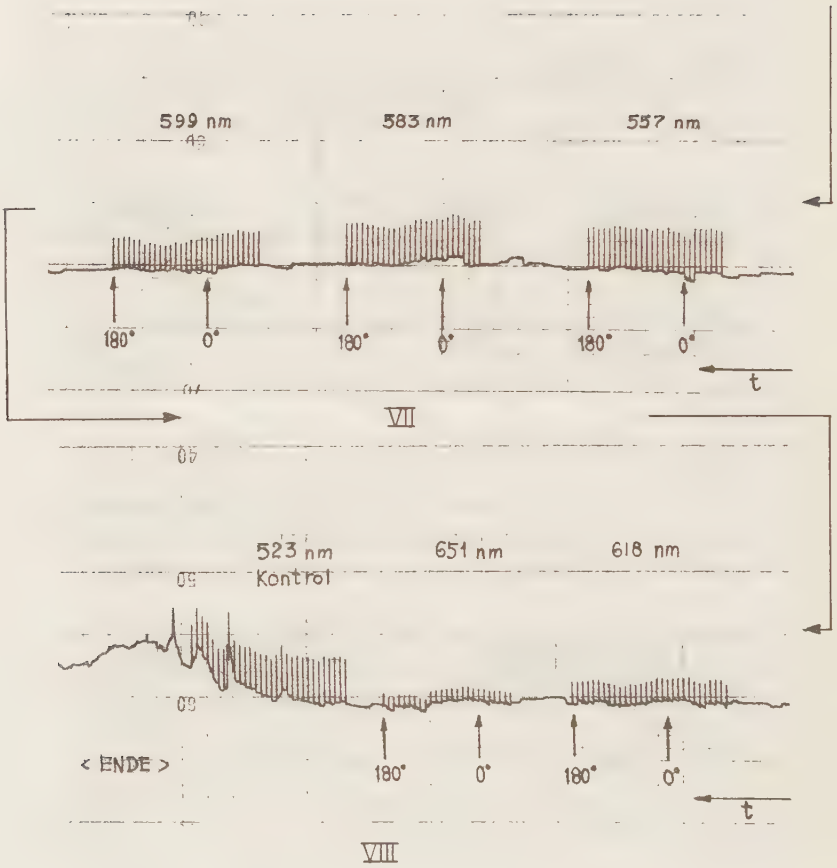
599 nm
583 nm
557 nm
180°
0°
180°
0°
180°
0°
t
VII
523 nm
Kontrol
651 nm
618 nm
< ENDE >
180°
0°
180°
0°
t
VIII

Fig. 4 Maximale Amplituden (mV) von 238 untersuchten Sehzellen R1-6. Die maximalen Amplituden sind die Potentialamplituden aus dem Sättigungsbereich der Kennlinien; sie sind Grenzwerte, die auch mit Reizen sehr hoher Intensität nicht überschritten werden. Maximale Amplituden sind daher ein Güte-Charakteristikum für die angestochenen Zellen. Die im Histogramm eingetragenen Werte ergeben einen Mittelwert von 66,6 ± 6,6 (S.A.) mV.
Weiteres siehe Text.

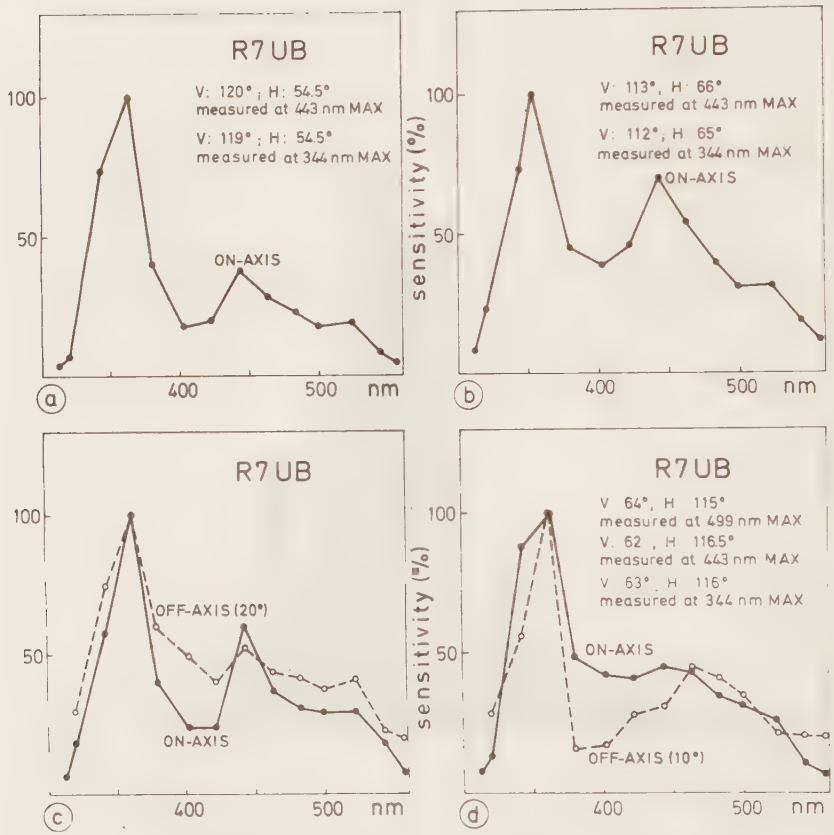

Fig. 5 Messungen zur spektralen Empfindlichkeit von R7UB.

In Fig. 5a,b und d wurden die Parameter für die "on-axis"-Bedingungen sowohl bei UV- als auch bei Blaulicht ermittelt (H und V).

In Fig. 5c und d wurde die spektrale Empfindlichkeit sowohl bei "on-axis"- als auch bei "off-axis"-Bedingungen bestimmt. Weiteres siehe Text.

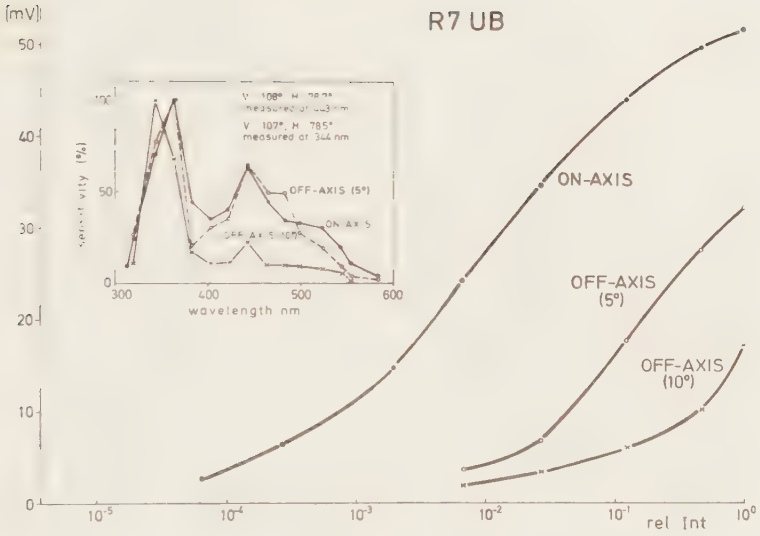

Fig. 6 Kennlinien und spektrale Empfindlichkeiten einer R7UB bei "on-axis"- und bei verschiedenen "off-axis"-Bedingungen. Die Parameter (H und V) für die "on-axis"-Bedingungen wurden sowohl bei UV- als auch bei Blaulicht bestimmt.

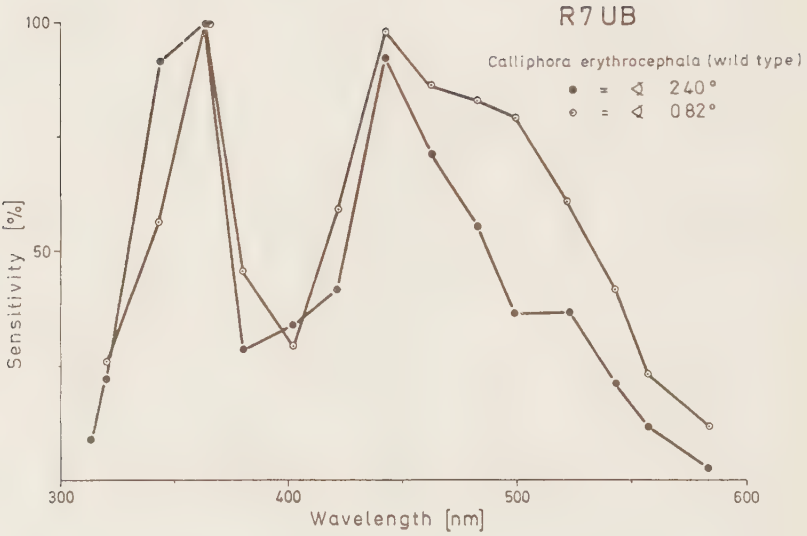

Fig. 7 Spektrale Empfindlichkeit einer R7UB in Abhängigkeit vom Sehwinkel (visual angle, angle of acceptance). Die spektrale Empfindlichkeit einer R7UB wurde zunächst mit einem Sehwinkel von $2{,}40^{\circ}$ bestimmt, anschließend wurde die spektrale Empfindlichkeit mit einem Sehwinkel von $0{,}82^{\circ}$ gemessen. Weiteres siehe Text.

Fig. 8 Spektrale Emfpfindlichkeiten der R7UB bei einem Männchen (+) und einem Weibchen (Δ) von C. erythrocephla (Wildtyp). Weiteres siehe Text.

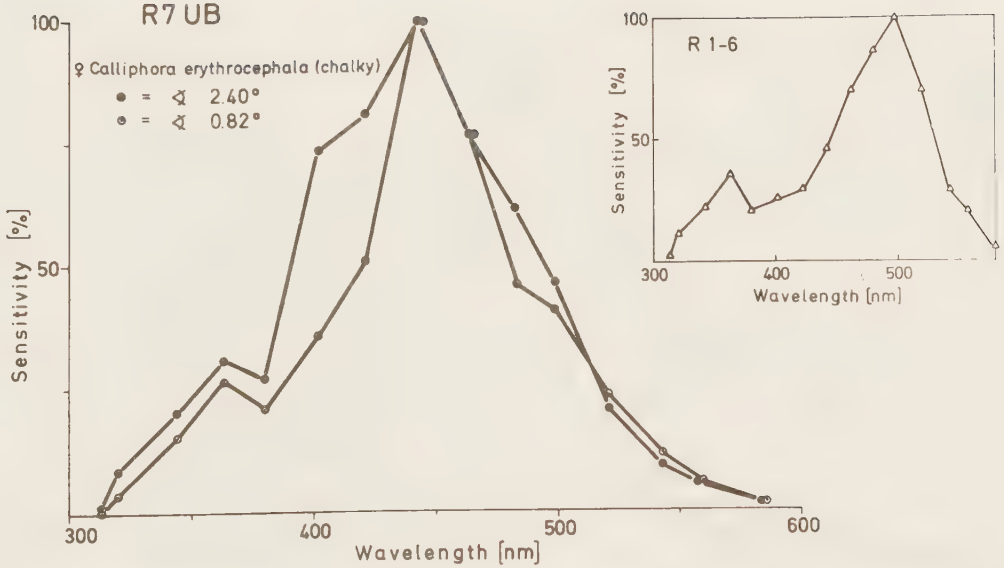

Fig. 9 Spektrale Empfindlichkeit von R7UB bei einem Weibchen von C. erythrocephala (chalky). Wie aus der im Einsatz gezeigten spektralen Empfindlichkeit einer R1-6 aus dem gleichen Auge hervorgeht, ist für die "Chalky"-Mutante ein niedriger UV-Gipfel charakteristisch. Die Messungen an R7UB wurden mit einem Sehwinkel von 2,40° und 0,82° durchgeführt.

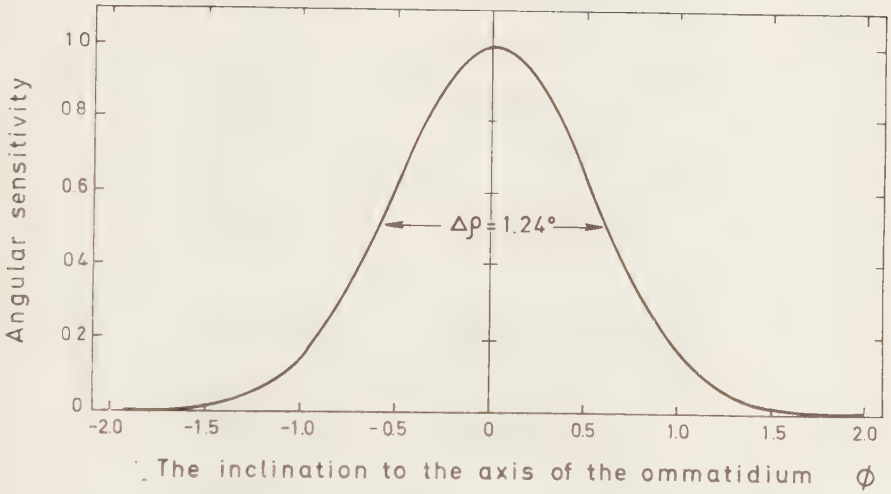

Fig. 10 Winkelempfindlichkeit einer R7UB.
Weicht ein Lichtstrahl um $\Delta\rho/2 = 0{,}62^{\circ}$ von der optischen Achse des Ommatidiums bzw. der R7UB ab, dann wird nur 50 % von dem Licht absorbiert, das bei "on-axis"-Bedingungen (Abweichung = 0°) von der R7UB absorbiert wird. Weiteres siehe Text.

R 1-6 (1373)

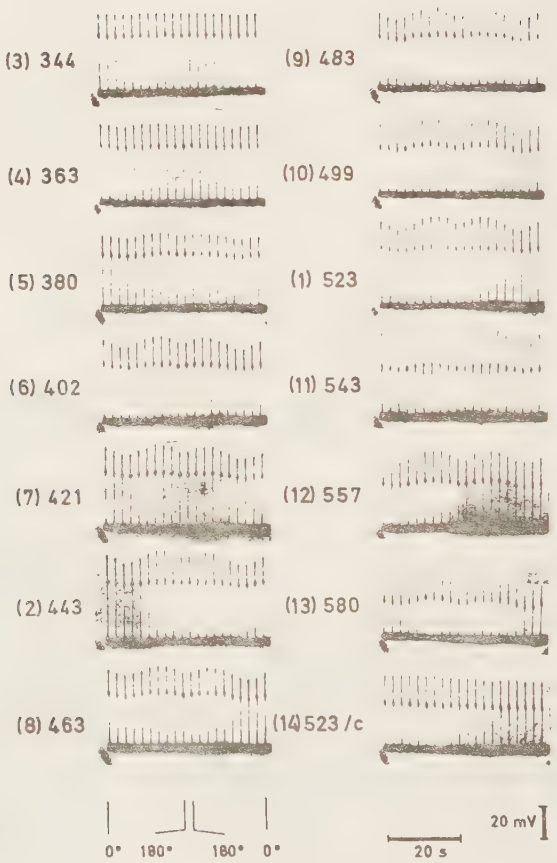

Fig. 11 Originalregistrierungen der Potentialamplituden in Abhängigkeit von der Stellung des Polfilters und der Wellenlänge des Lichtes.

Alle Messungen wurden an einer Sehzelle R1-6 durchgeführt. Links neben den Registrierungen befinden sich in () die Zahlen, die die Reihenfolge der Messung angeben. Daneben ist die Wellenlänge in nm angegeben, bei der die Messungen durchgeführt wurden. Die Amplitudenfolge der Registrierungen ist durch die Stellung des Polfilters charakterisiert. Von links, bei 0° beginnend, wird das Polfilter in Schritten von 20° gedreht bis 180° (bei 180° werden zwei Potentiale registriert). Das Filter wird dann wieder in Schritten von 20° bis in die Ausgangslage zurückgestellt. Die durch ein "c" gekennzeichneten Registrierungen erfolgten bei der Polfilterstellung 0° (Kontrollregistrierungen). Die den registrierten Amplituden vorausgehenden Antworten auf Adaptationsreize sind nicht registriert worden (siehe dazu Fig. 3a-c). Weiteres siehe Text.

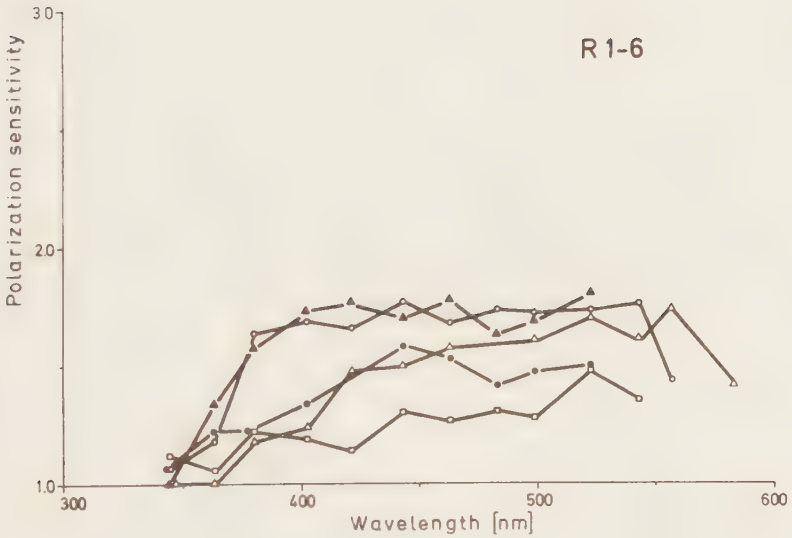

Fig. 12 Polarisationsempfindlichkeit von Sehzellen R1-6 in Abhängigkeit von der Wellenlänge des Lichtes. Die Darstellung enthält die Kurven von Zellen mit relativ niedriger Polarisationsempfindlichkeit im sichtbaren Bereich des Spektrums. Weiteres siehe Text.

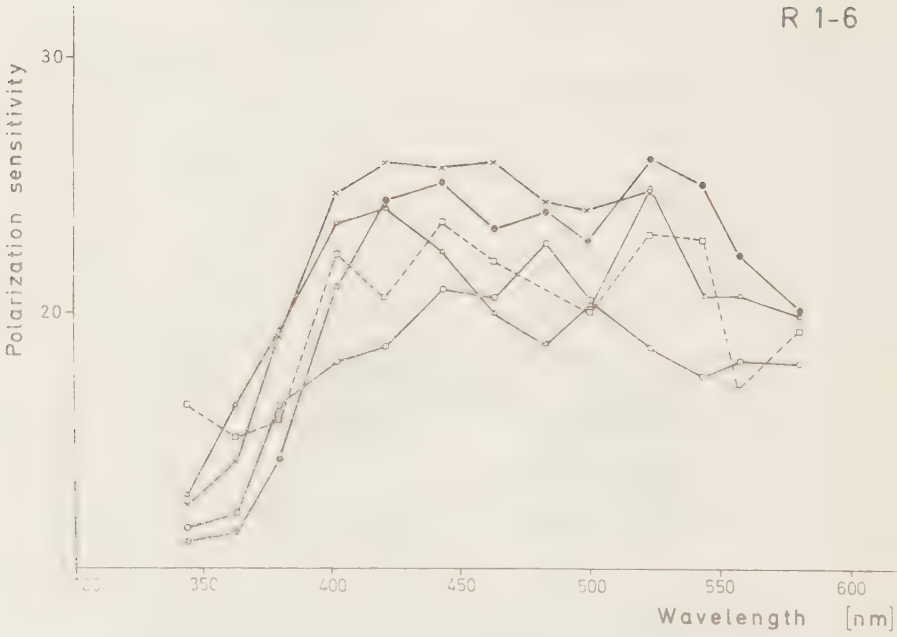

Fig. 13 Polarisationsempfindlichkeit von Sehzellen R1-6 in Abhängigkeit von der Wellenlänge des Lichtes. Die Darstellung enthält die Kurven von Zellen mit realtiv hoher Polarisationsempfindlichkeit im sichtbaren Bereich des Spektrums. Die in Fig. 12 und Fig. 13 dargestellten Kurven wurden an Fliegen einer Generation gemessen.

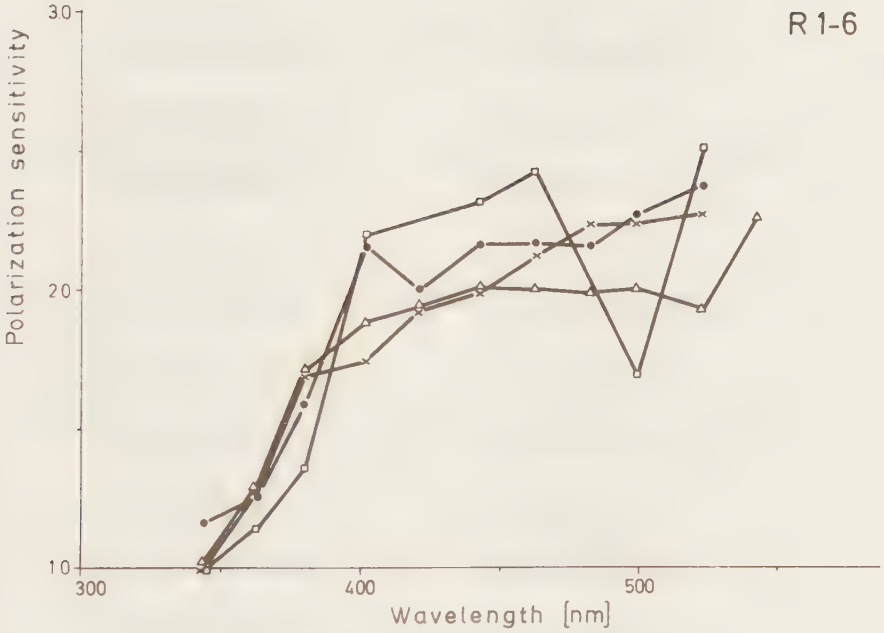

Fig. 14 Polarisationsempfindlichkeit von Sehzellen R1-6 in Abhängigkeit von der Wellenlänge des Lichtes. Die in der Darstellung angegebenen 4 Kurven wurden an Fliegen aus 4 verschiedenen Generationen gemessen.

R 1-6 (1301)

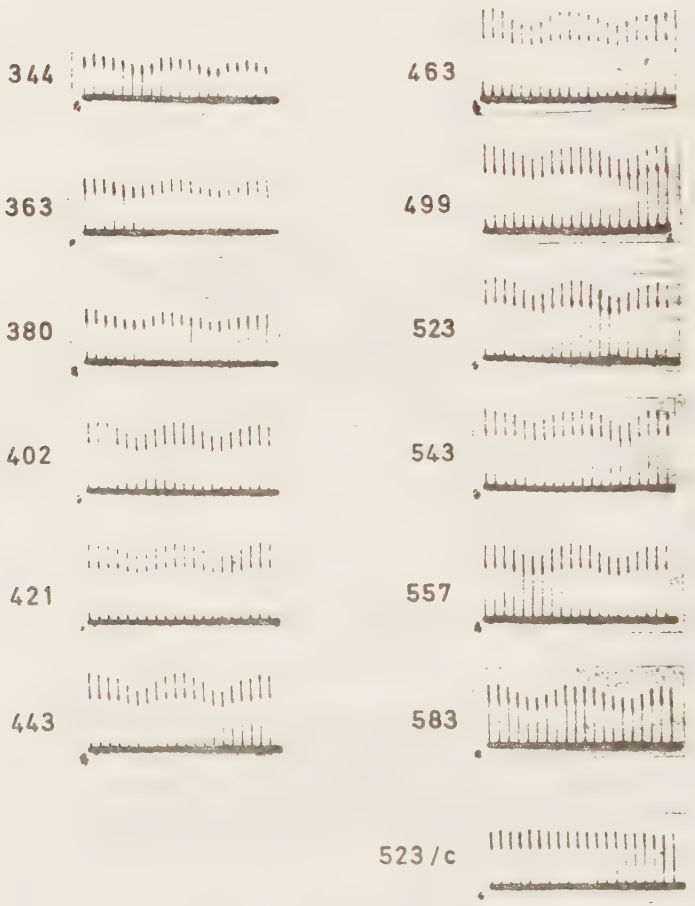

Fig. 15 Polarisationsempfindlichkeit einer R1-6 in Abhängigkeit von der Wellenlänge des Lichtes. Die Polarisationsempfindlichkeit im UV ist bei dieser Zelle relativ hoch. Weitere Erklärungen siehe Text von Fig. 11.

R 1-6 (1342)

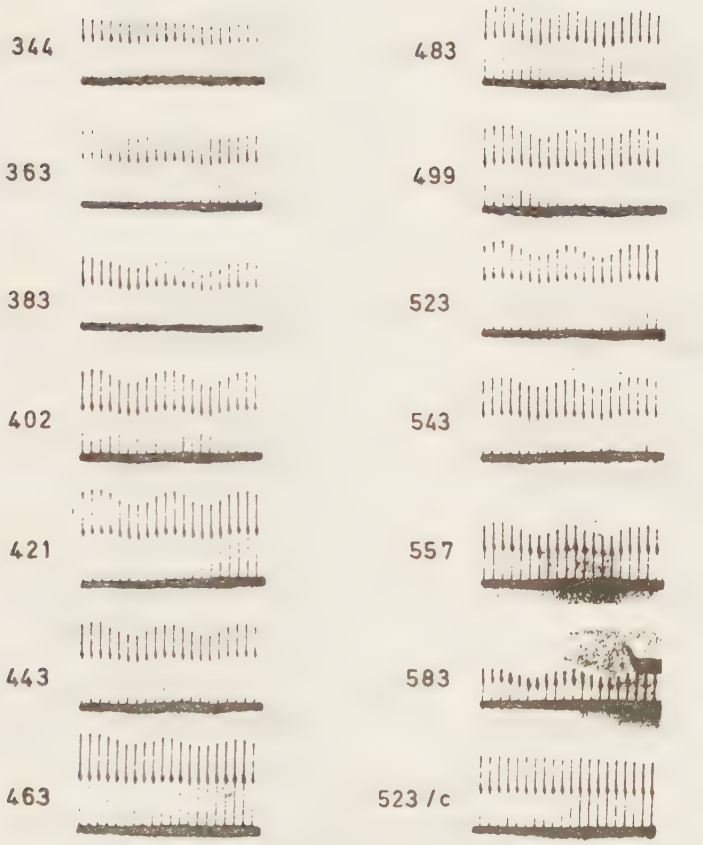

Fig. 16 Polarisationsempfindlichkeit einer R1-6 in Abhängigkeit von der Wellenlänge des Lichtes. Die Polarisationsempfindlichkeit dieser Zelle im UV ist relativ hoch. Weitere Erklärungen siehe Text von Fig. 11.

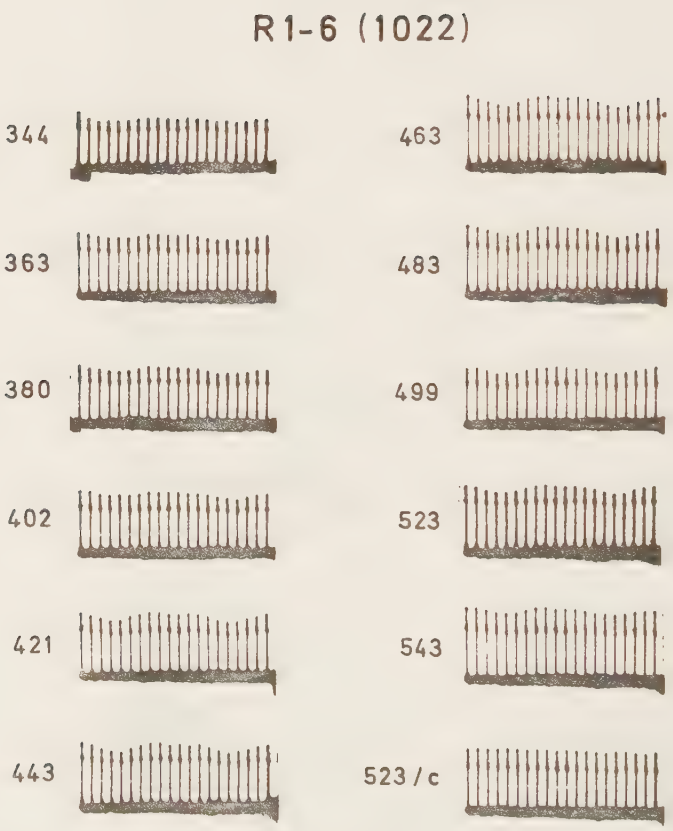

Fig. 17 Polarisationsempfindlichkeit einer R1-6 in Abhängigkeit von der Wellenlänge des Lichtes. Die Polarisationsempfindlichkeit dieser Zelle im UV ist relativ hoch. Weitere Erklärungen siehe Text von Fig. 11.

R 1-6 (1111)

Fig. 18 Polarisationsempfindlichkeit einer R1-6 in Abhängigkeit von der Wellelänge des Lichtes. Die Polarisationsempfindlichkeit dieser Zelle im UV ist relativ hoch. Weitere Erklärungen siehe Text von Fig. 11.

R 1-6 (1221)

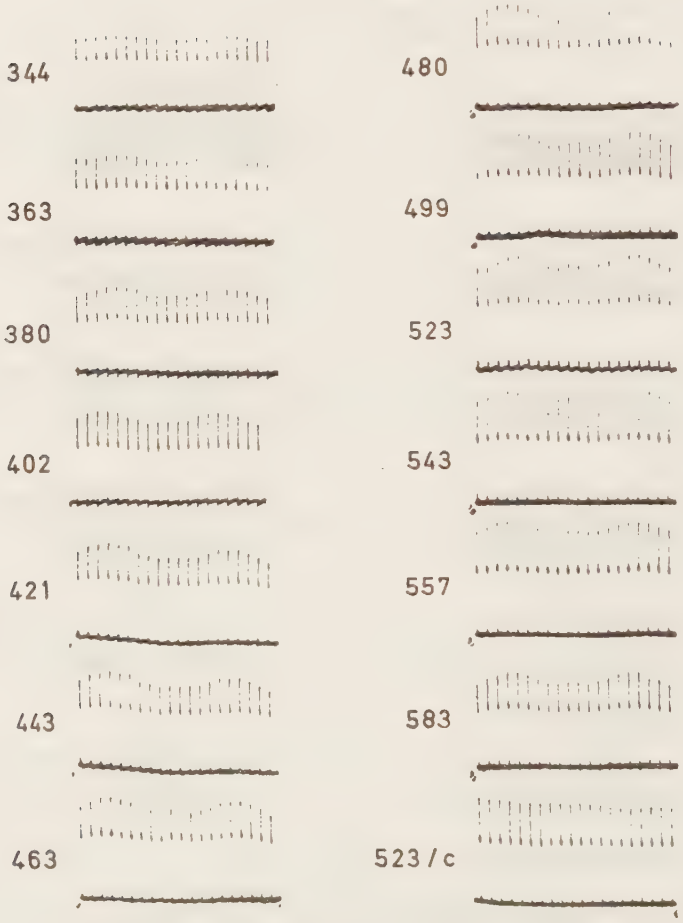

Fig. 19 Polarisationsempfindlichkeit einer R1-6 in Abhängigkeit von der Wellenlänge des Lichtes. Die Polarisationsempfindlichkeit dieser Zelle im UV ist relativ hoch. Weitere Erklärungen siehe Text von Fig. 11.

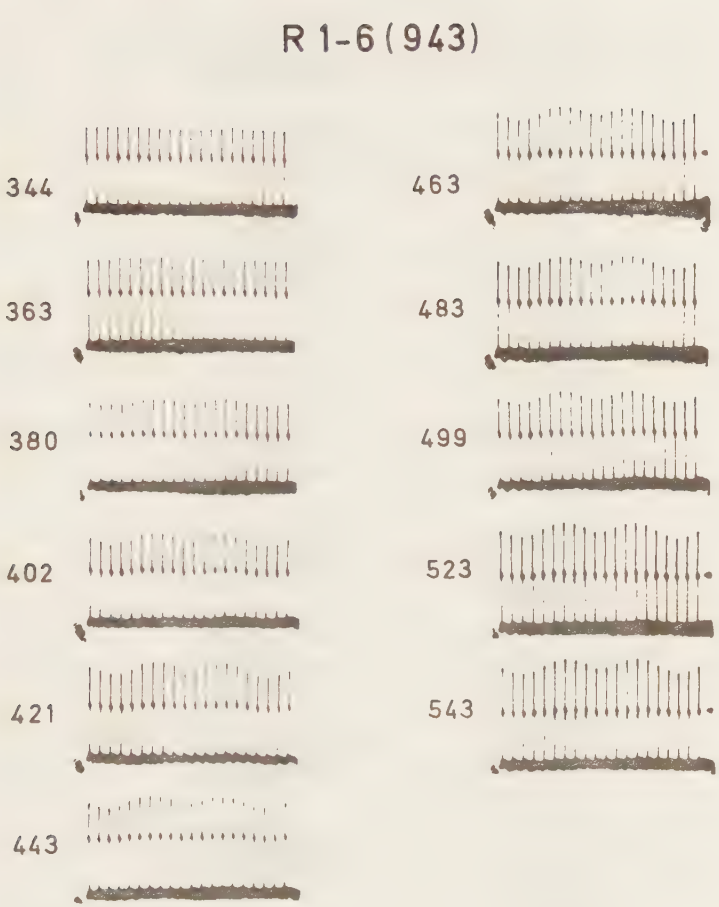

Fig. 20 Polarisationsempfindlichkeit einer R1-6 in Abhängigkeit von der Wellenlänge des Lichtes. Die Polarisationsempfindlichkeit dieser Zelle im UV ist relativ hoch. Weitere Erklärungen siehe Text von Fig. 11.

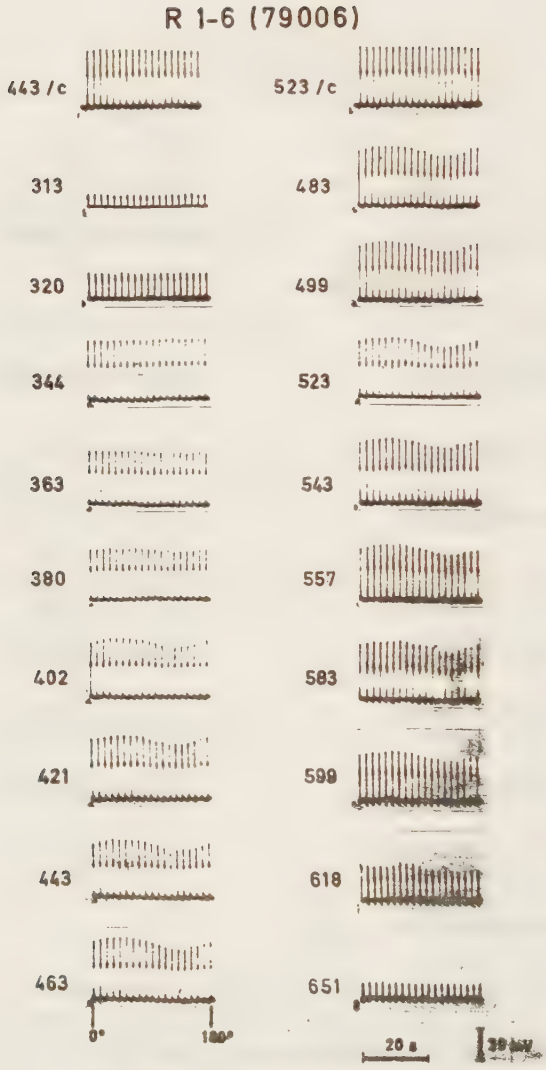

Fig. 21 Polarisationsempfindlichkeit einer R1-6 in Abhängigkeit von der Wellenlänge des Lichtes.

Die Polarisationsempfindlichkeit dieser Zelle im UV ist sehr niedrig. Abweichend von den in Fig. 11 gezeigten Registrierungen wurde hier das Polfilter in Schritten von 10^{o} von 0^{o} bis 180^{o} verstellt. Weitere Erklärungen siehe Text von Fig. 11.

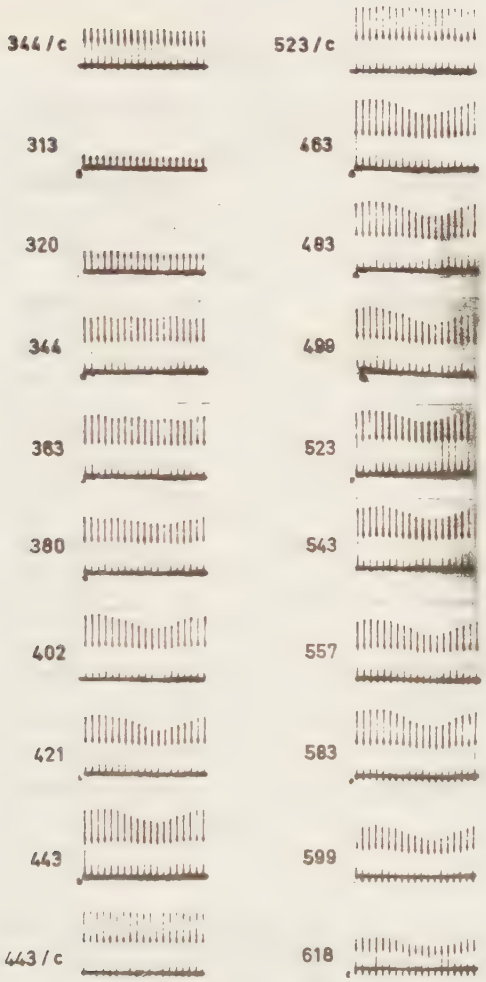

Fig. 22 Polarisationsempfindlichkeit einer R1-6 in Abhängigkeit von der Wellenlänge des Lichtes. Die Polarisationsempfindlichkeit dieser Zelle im UV ist sehr niedrig. Weitere Erklärungen siehe Text von Fig. 21.

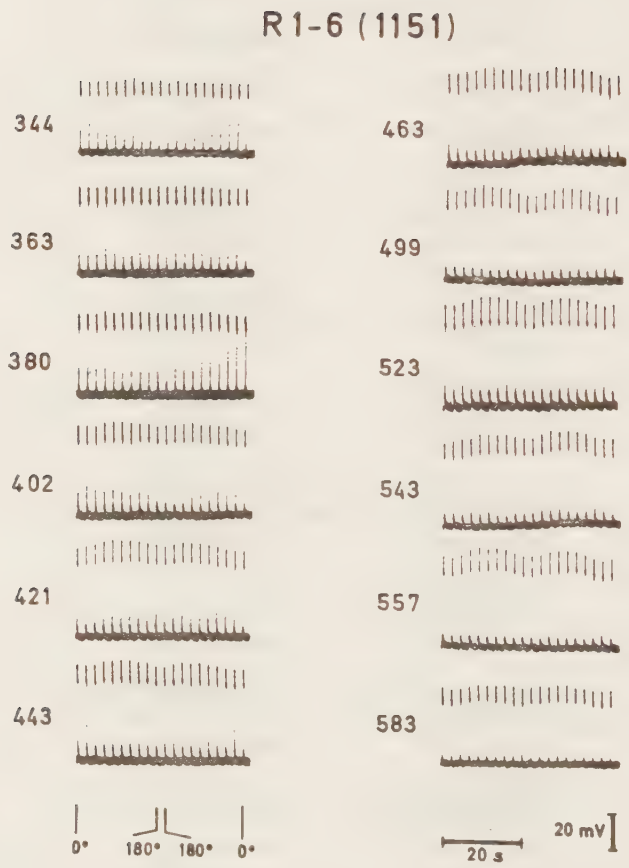

Fig. 23 Polarisationsempfindlichkeit einer R1-6 in Abhängigkeit von der Wellenlänge des Lichtes. Die Polarisationsempfindlichkeit dieser Zelle im UV ist sehr niedrig. Weitere Erklärungen siehe Text von Fig. 11.
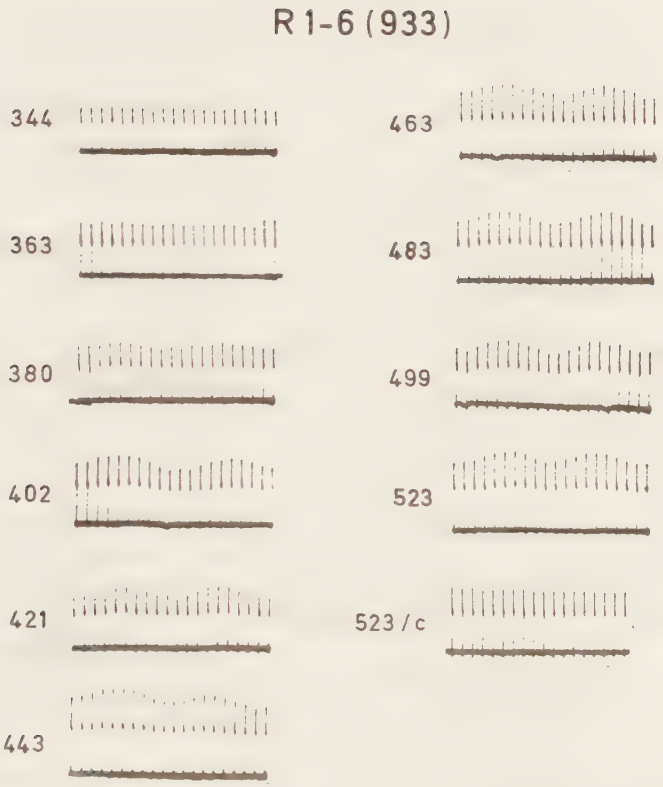
Fig. 24 Polarisationsempfindlichkeit einer R1-6 in Abhängigkeit von der Wellenlänge des Lichtes. Die Polarisationsempfindlichkeit dieser Zelle im UV ist sehr niedrig. Weitere Erklärungen siehe Text von Fig. 11.

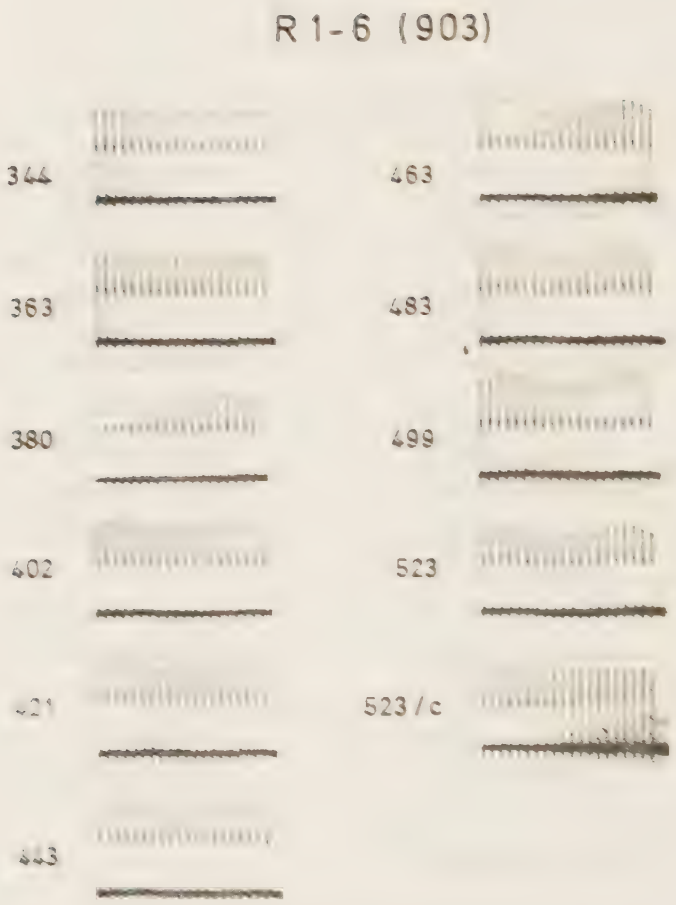

Fig. 25 Polarisationsempfindlichkeit einer R1-6 in Abhängigkeit von der Wellenlänge des Lichtes. Die Polarisationsempfindlichkeit dieser Zelle im UV ist sehr niedrig. Weitere Erklärungen siehe Text zu Fig. 11.

Fig. 26 Polarisationsempfindlichkeit einer R7UB in Abhängigkeit von der Wellenlänge des Lichtes.
Weitere Erklärungen siehe Text von Fig. 11.

Fig. 27 Polarisationsempfindlichkeit einer R7UB in Abhängigkeit von der Wellenlänge des Lichtes. Weitere Erklärungen siehe Text von Fig. 11.

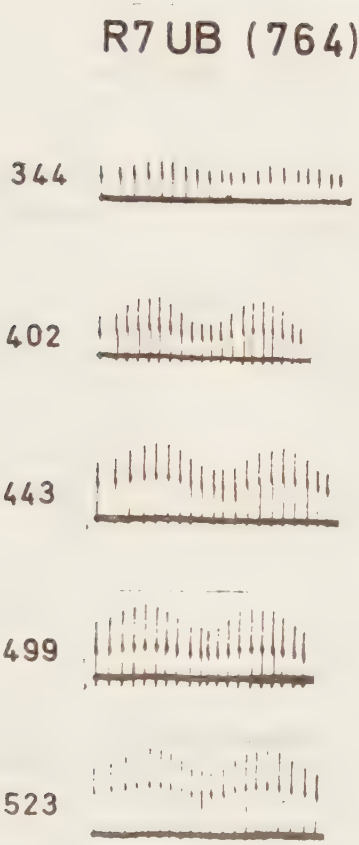

Fig. 28 Polarisationsempfindlichkeit einer R7UB in Abhängigkeit von der Wellenlänge des Lichtes. Weitere Erklärungen siehe Text von Fig. 11.

Fig. 29 Polarisationsempfindlichkeit einer R7UB in Abhängigkeit von der Wellenlänge des Lichtes. Weitere Erklärungen siehe Text von Fig. 11.

Fig. 30 Polarisationsempfindlichkeit von 2 R7UB in Abhängigkeit von der Wellenlänge des Lichtes. Die Darstellung enthält Kurven mit relativ niedriger Polarisationsempfindlichkeit im sichtbaren Bereich des Spektrums (vergleiche mit Fig. 31). Die spektrale Empfindlichkeit dieser beiden R7UB ist in Fig. 8 angegeben. Weiteres siehe Text.

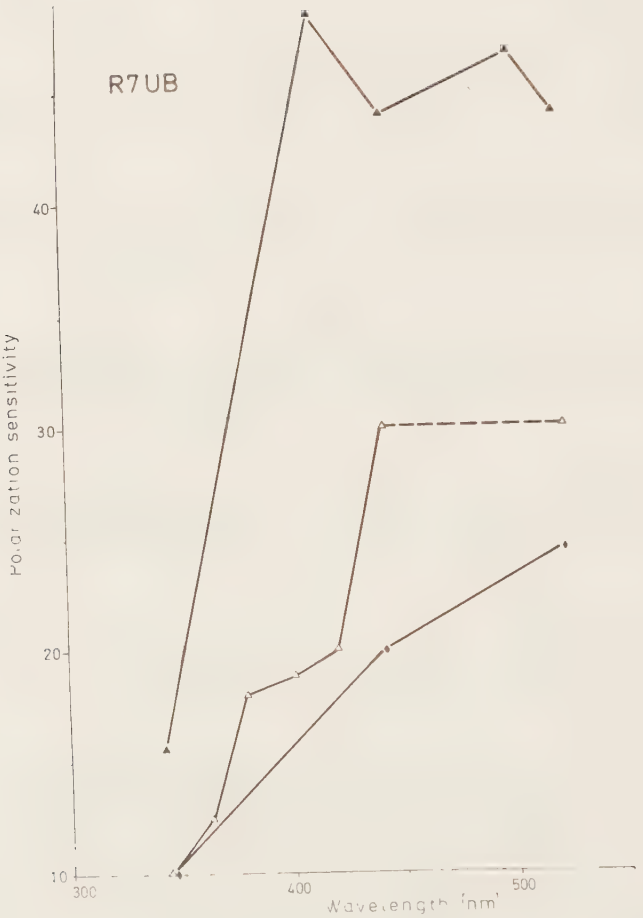

Fig. 31 Polarisationsempfindlichkeit von 3 R7UB in Abhängigkeit von der Wellenlänge des Lichtes. Die Darstellung enthält Kurven mit relativ hoher Polarisationsempfindlichkeit im sichtbaren Bereich des Spektrums (Vergleiche mit Fig. 30). Die spektrale Empfindlichkeit dieser 3 R7UB ist in Fig. 32 angegeben. Weiteres siehe Text.

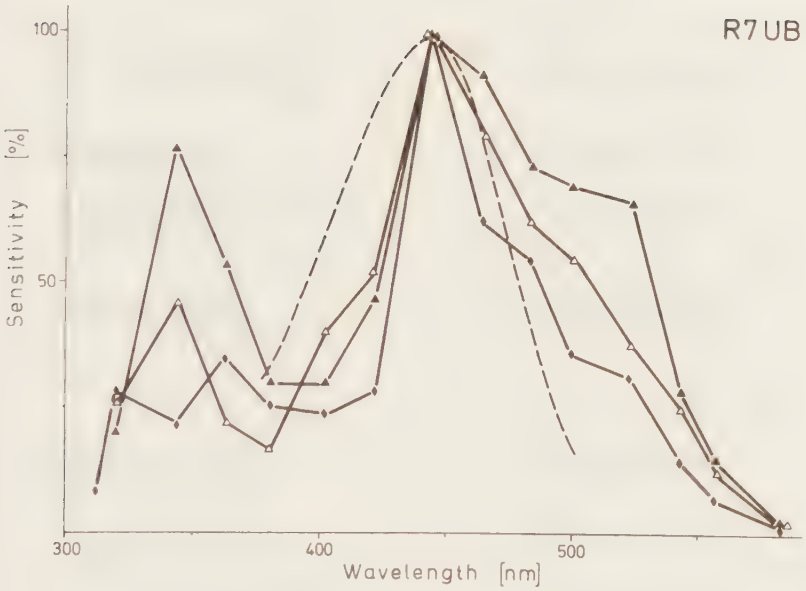

Fig. 32 Spektrale Empfindlichkeiten von 3 R7UB. Die Polarisationsempfindlichkeiten dieser Zellen sind in Fig. 31 angegeben. Weiteres siehe Text.

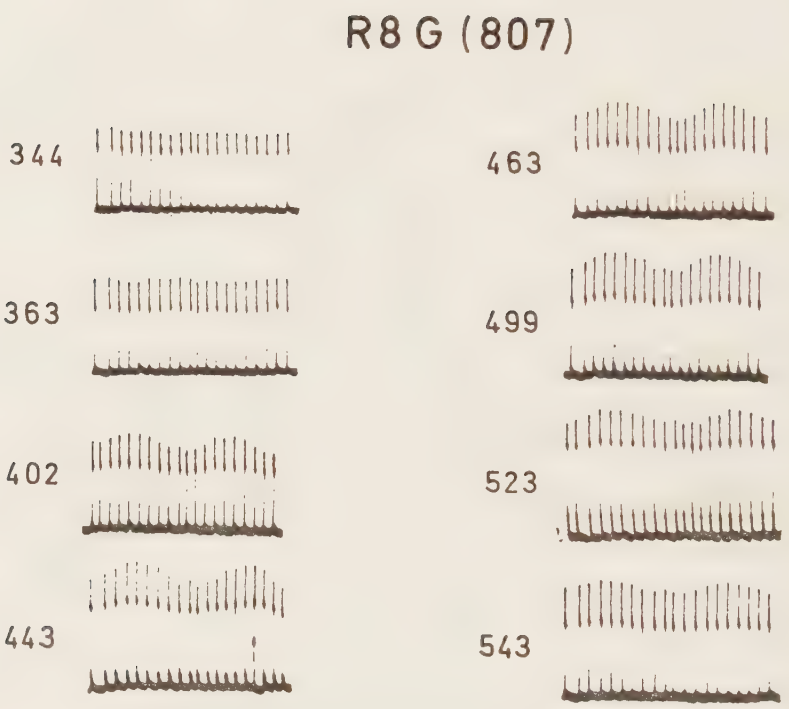

Fig. 33 Polarisationsempfindlichkeit einer R8G in Abhängigkeit von der Wellenlänge des Lichtes. Weitere Erklärungen siehe Text.

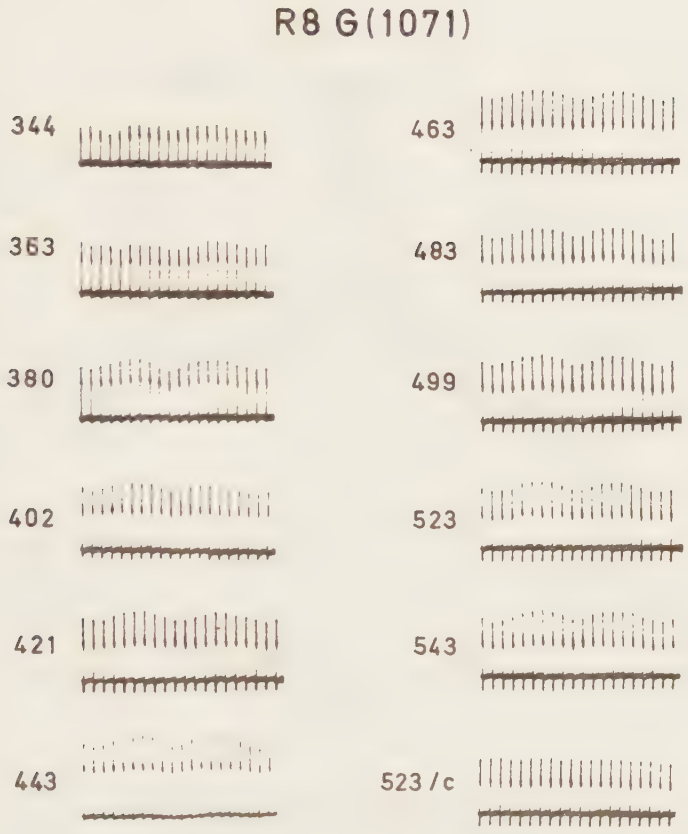

Fig. 34 Polarisationsempfindlichkeit einer R8G in Abhängigkeit von der Wellenlänge des Lichtes. Weitere Erklärungen siehe Text.

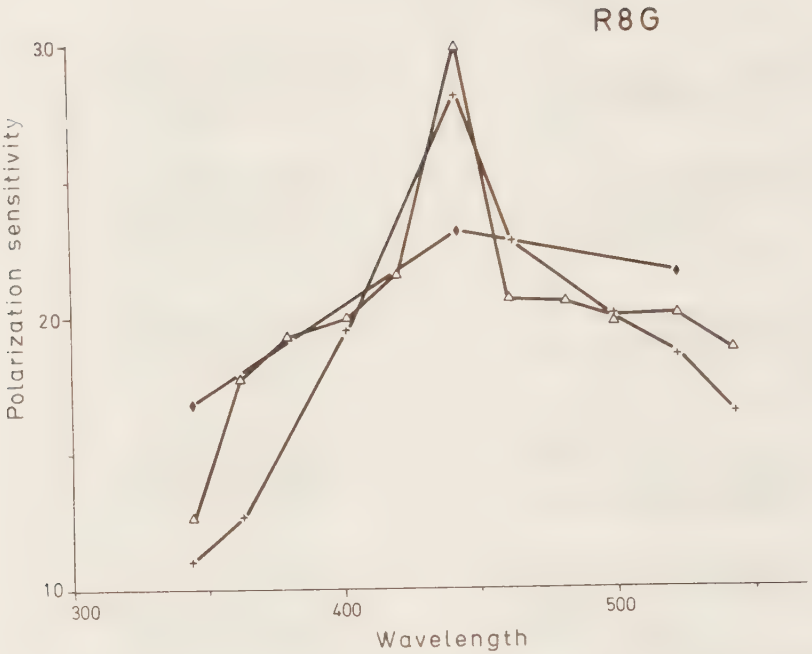

Fig. 35 Polarisationsempfindlichkeit von 3 R8G in Abhängigkeit von der Wellenlänge des Lichtes. Die spektralen Empfindlichkeiten dieser 3 R8G sind in Fig. 36 angegeben. Weitere Erklärungen siehe Text.

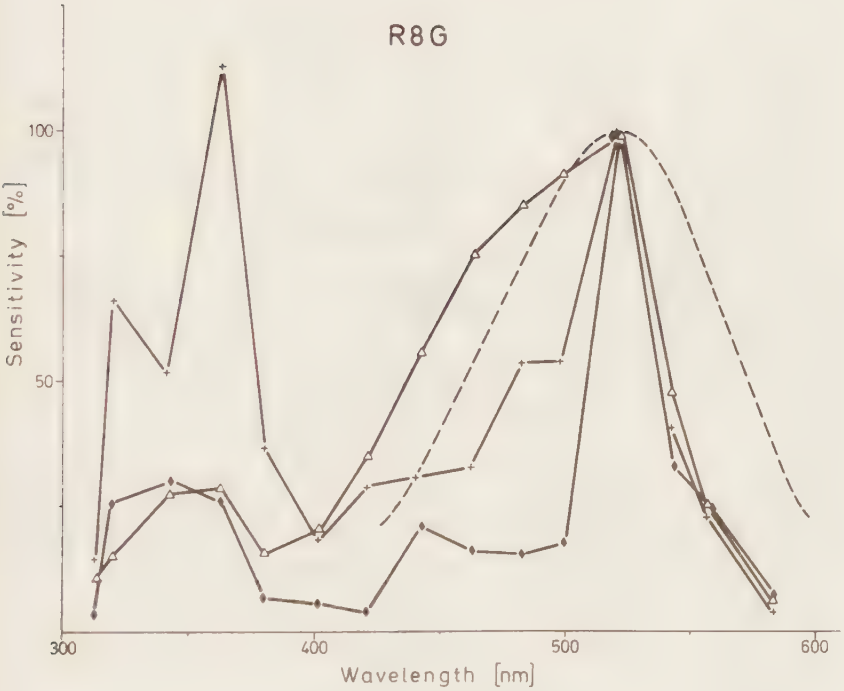

Fig. 36 Spektrale Empfindlichkeiten von 3 R8G.
Die Polarisationsempfindlichkeiten dieser 3 Zellen sind in Fig. 35 angegeben.

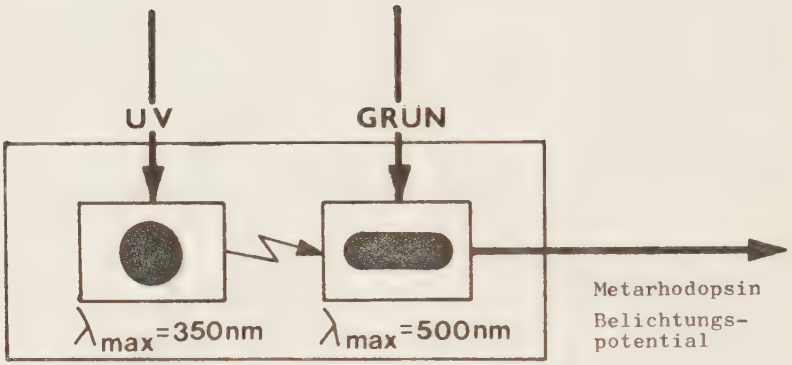

Fig. 37 Schema zur Erklärung der unterschiedlichen Polarisationsempfindlichkeit der R1-6 im UV und im sichtbaren Bereich des Spektrums. Die Absorption von Lichtquanten durch das UV-absorbierende photostabile Pigment ist unabhängig von der Richtung des e-Vektors linear polarisierten Lichtes; die Richtungsunabhängigkeit wird durch eine Scheibe angedeutet. Die Absorption von Licht durch das Rhodopsin dagegen erfolgt in Abhängigkeit von der Richtung des e-Vektors. Diese Richtcharakteristik des Rhodopsins ist durch einen stabförmigen Dipol angedeutet (Dipolabsorber). Weitere Erklärungen siehe Text.

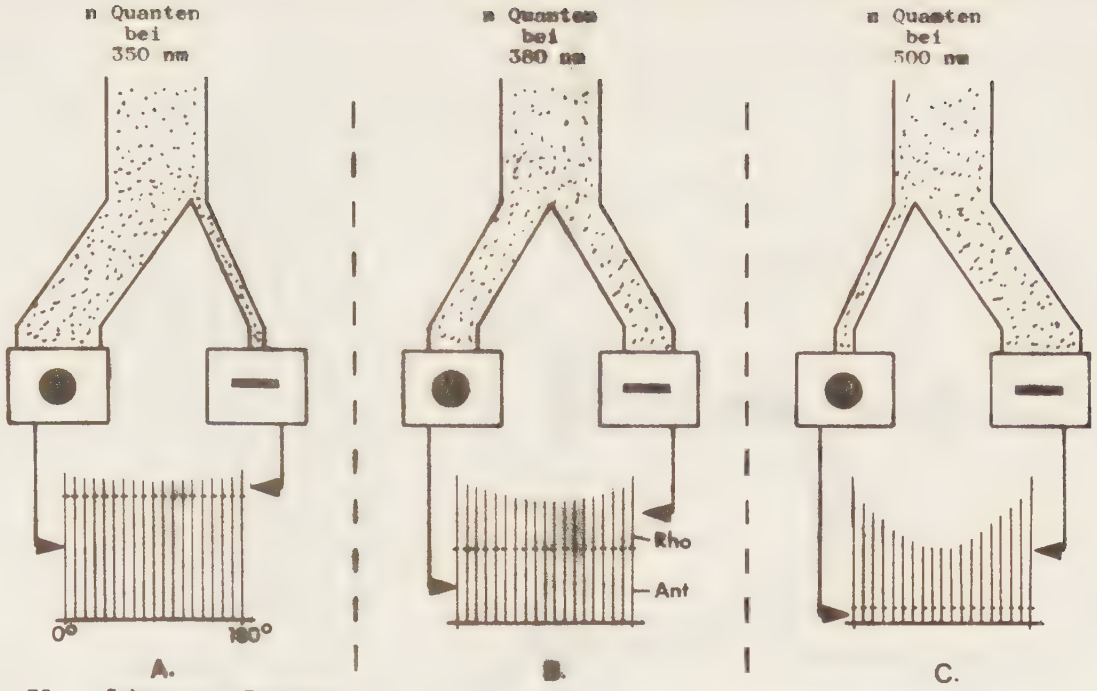

Fig. 38 Schema zur Erklärung einer geringen Polarisationsempfindlichkeit der R1-6. Bei der Polfilterstellung "0°" sowie bei A. 350 nm, B. 380 nm und C. 500 nm sollen n Quanten absorbiert werden. Die Potentialamplituden setzen sich dann in Abhängigkeit von der Wellenlänge und der Stellung des Polfilters aus einem "Antennenpigmentanteil" (Ant) und einem "Rhodopsinanteil" (Rho) zusammen. Potentialamplituden beginnend bei Polfilter-Stellung "0°", in Schritten von 10° bis 180°. Kreisscheibe entspricht dem Antennenpigment, Dipolstab dem Rhodopsin (s.a. Fig. 37). Weiteres siehe Text.

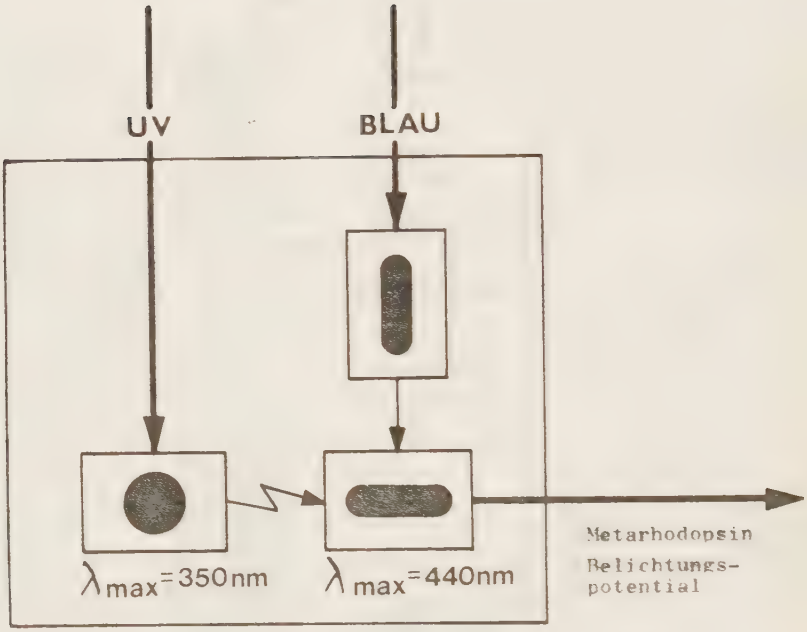

Fig. 39 "Empfängerkomplex" von R7UB.

Die Absorption von Lichtquanten durch ein UV-absorbierendes photostabiles Pigment und ein blauabsorbierendes Rhodopsin führt zur Bildung eines Belichtungspotentials (s.a. Fig. 37). Dem Rhodopsin ist ein blauabsorbierendes photostabiles Pigment vorgelagert, das als (passives) Blaufilter wirkt und den Quantenstrom für das Rhodopsin verringert. Die Dipolachsen der beiden blauabsorbierenden Pigmente sind senkrecht zueiander angeordnet. Weiteres siehe Text.

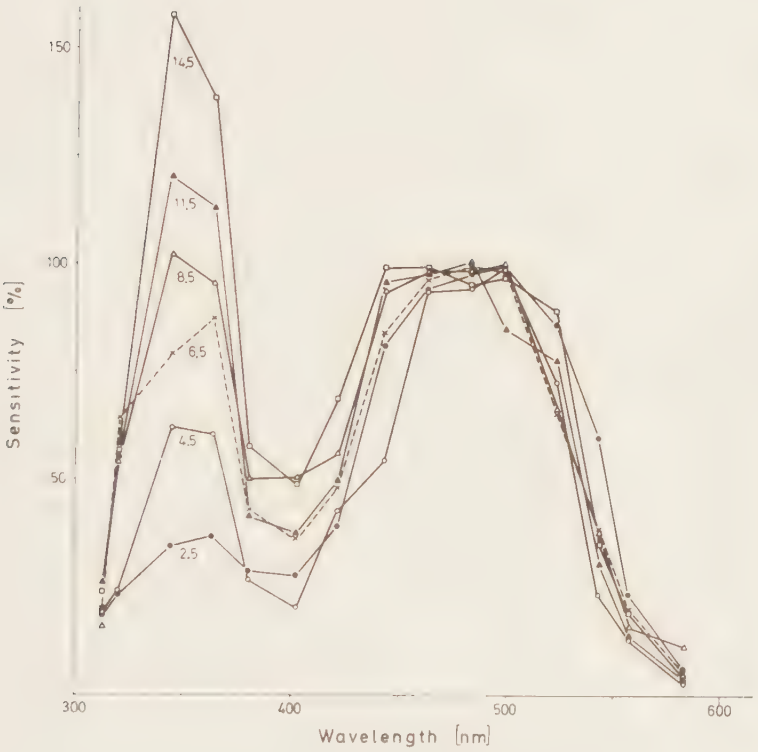

Fig. 40 Spektrale Empfindlichkeiten der R1-6 in Abhängigkeit vom Alter der untersuchten Fliegen. Das Alter ist in Tagen unter dem jeweiligen UV-Maximum eingetragen. Das Maximum bei 500 nm ist stets auf 100 % gesetzt.

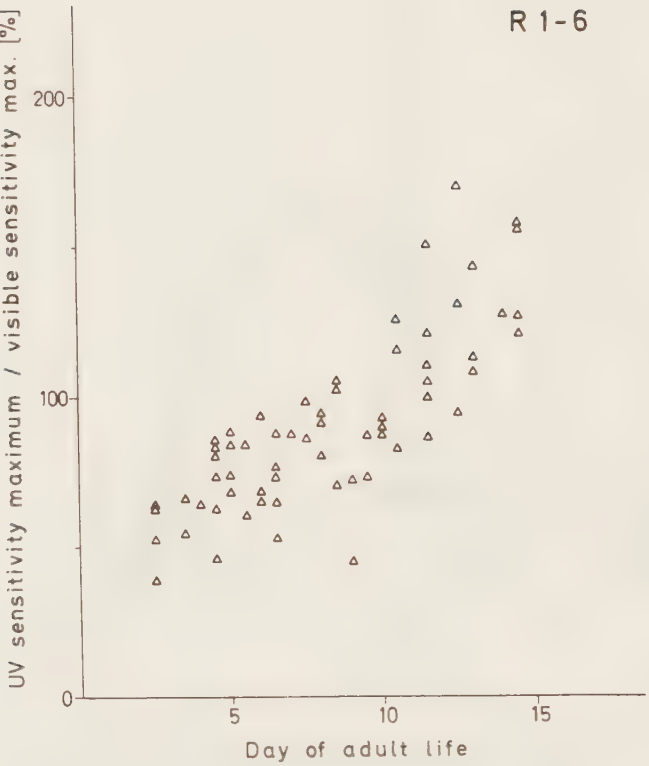

Fig. 41 Verhältnis vom UV-Maximum zum Maximum bei 500 nm von R1-6 in Abhängigkeit vom Alter der Fliegen. Es sind die Werte von 63 Zellen eingetragen. Die untersuchten Fliegen stammen alle aus einer Generation (Schlüpftag 1.10.78). Die Regressionsgerade ist in Fig. 44 eingetragen.

Fig. 42 Vergleich der UV-Empfindlichkeit der R1-6 von jungen Fliegen (3 Tage nach dem Schlüpfen) mit der von alten Fliegen (10 Tage nach dem Schlüpfen) für 9 verschiedene Fliegengenerationen. Die UV-Empfindlichkeit wurde, wie in Fig. 41, auf die maximale Empfindlichkeit im sichtbaren Bereich des Spektrums bezogen (V_{UG}). Die Werte für V_{UG} nach 3 bzw. 10 Tagen wurden über dem Schlüpfdatum (im Jahre 1978) der betreffenden Fliegengeneration aufgetragen. Weitere Erklärung siehe Text.

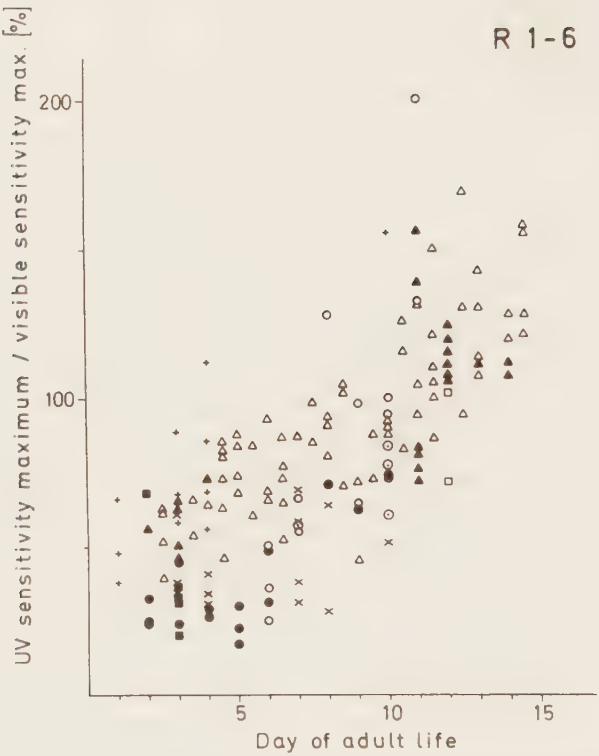

Fig. 43 Verhältnis vom UV-Maximum von R1-6 zum Maximum im sichtbaren Bereich des Spektrums in Abhängigkeit vom Alter bei Fliegen aus 6 verschiedenen Generationen (darunter auch die Generation, für die die Werte in Fig. 41 aufgetragen sind). Die Schlüpfdaten können mit Hilfe der entsprechenden Zeichen der Fig. 44 entnommen werden.

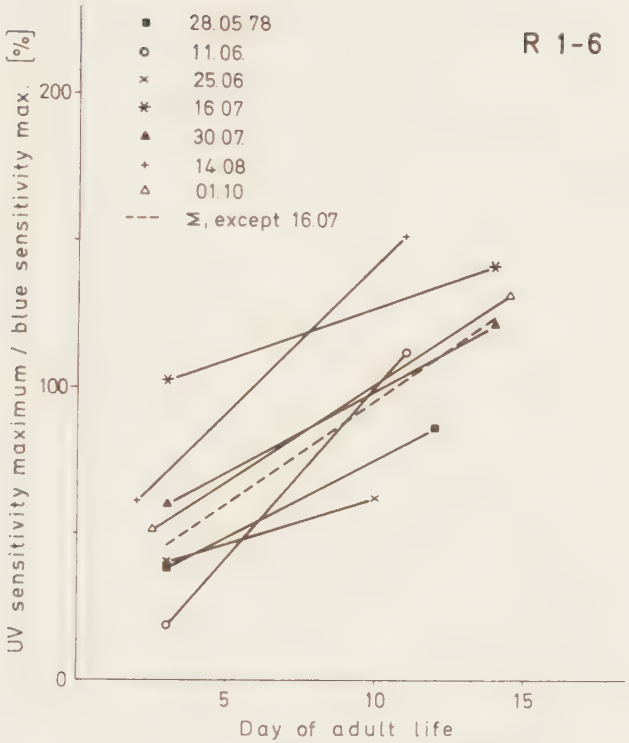

Fig. 44 Regressionsgeraden für die Zunahme der UV-Empfindlichkeit mit wachsendem Alter der Fliegen bei verschiedenen Fliegengenerationen. Die ausführlichen Daten für diese Geraden sind in Tab. 3 (Seite 53) angegeben.

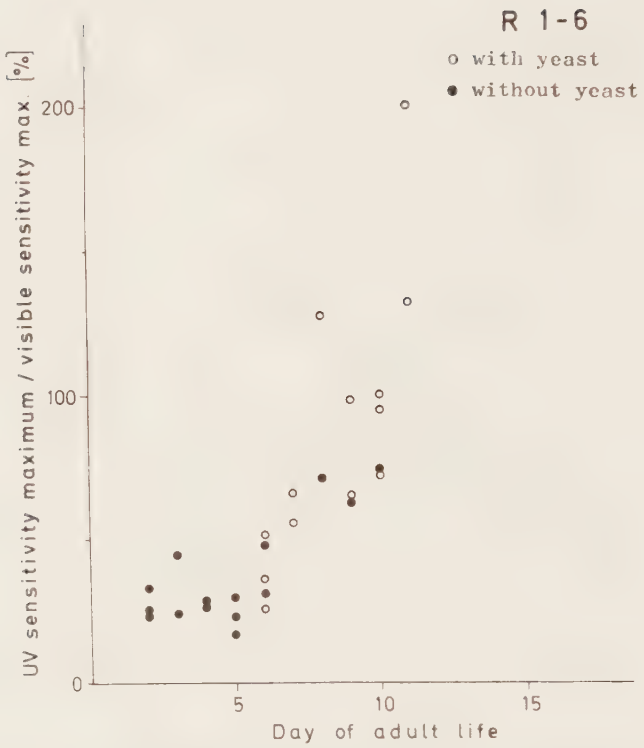

Fig. 45 UV-Empfindlichkeit von R1-6 aus einer Fliegengeneration in Abhängigkeit von Alter und Futter. Ein Teil der Fliegen erhielt während des adulten Stadiums nur Wasser und Zucker als Futter (•); der andere Teil dagegen mit dem 5. Tag zusätzlich das hefehaltige Fukopoll (o). Weitere Erklärungen siehe Text.

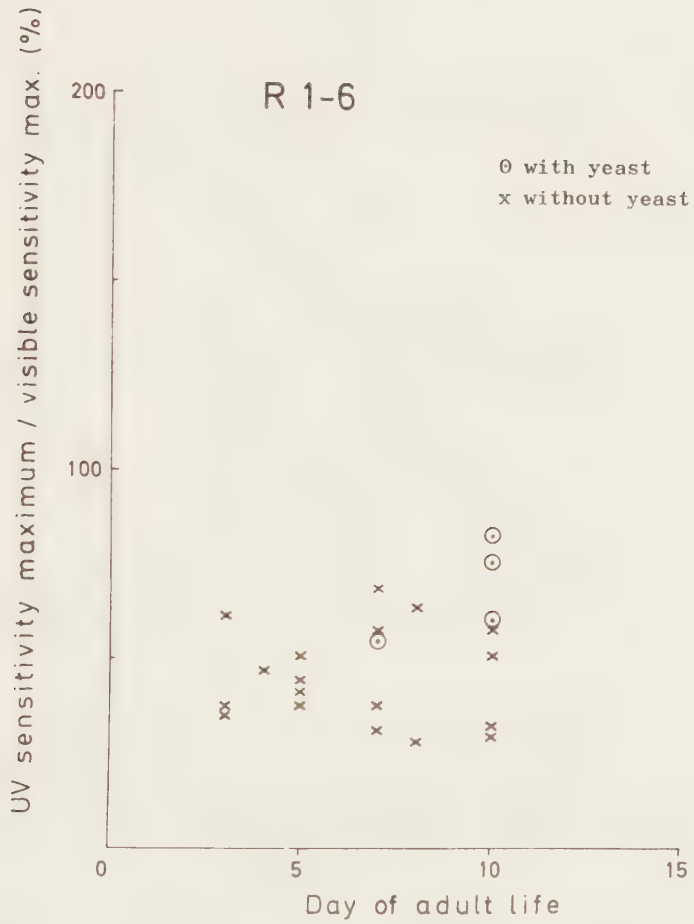

Fig. 46 UV-Empfindlichkeit von R1-6 aus einer Fliegengeneration in Abhängigkeit von Alter und Futter. Weiteres siehe Text von Fig. 45.

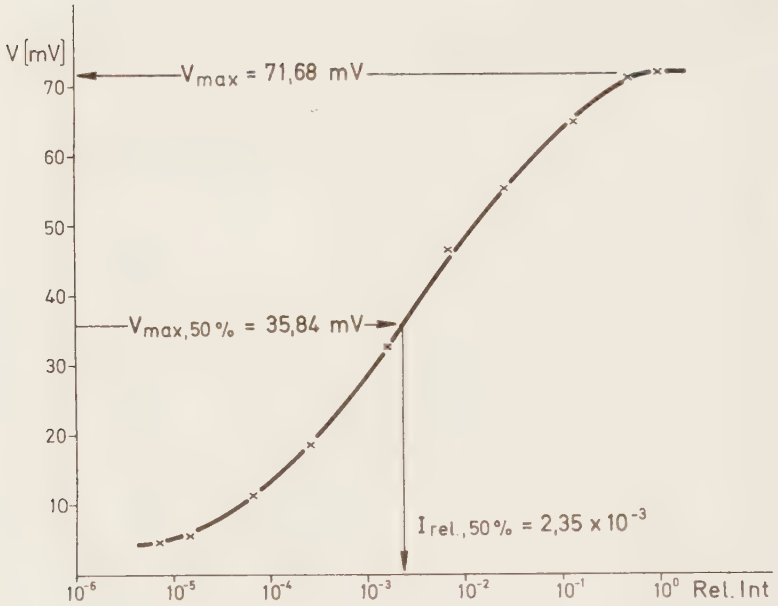

Fig. 47 Kennlinie einer Sehzelle zur Bestimmung der Maximal-Amplitude V_{max}. Die Intensität $I_{rel,50\%}$ wird der halben Maximal-Amplitude über die Kennlinie zugeordnet. Weitere Erklärungen siehe Text.

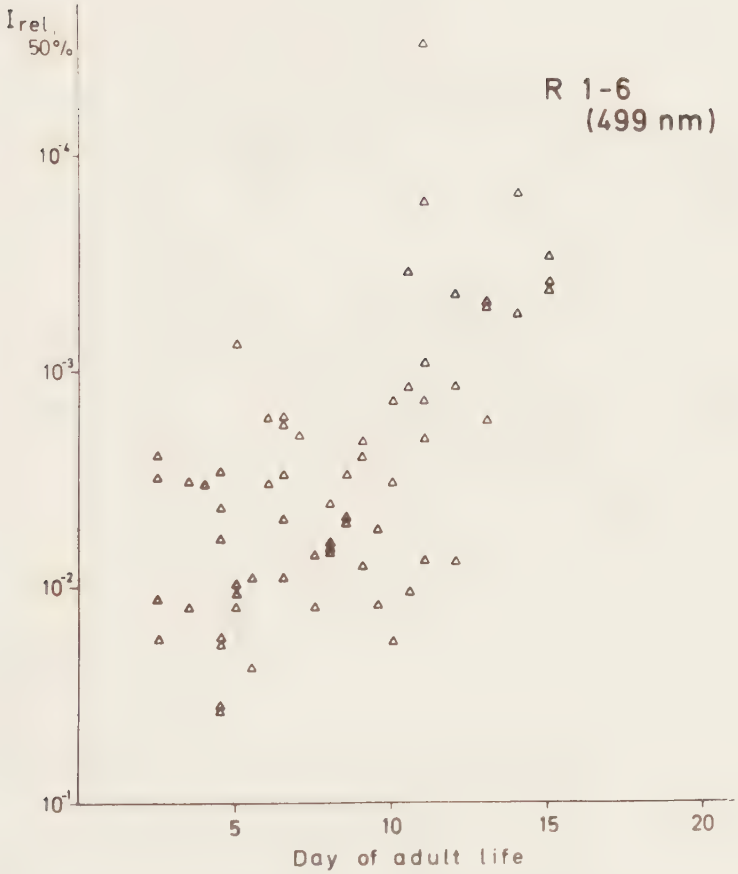

Fig. 48 $I_{rel,50\%}$ von R1-6 in Abhängigkeit vom Alter der Fliegen aus einer Generation, gemessen bei 499 nm (Es handelt sich um die Generation, deren UV-Empfindlichkeiten in Fig. 11 eingetragen sind). Weitere Erklärungen siehe Text.

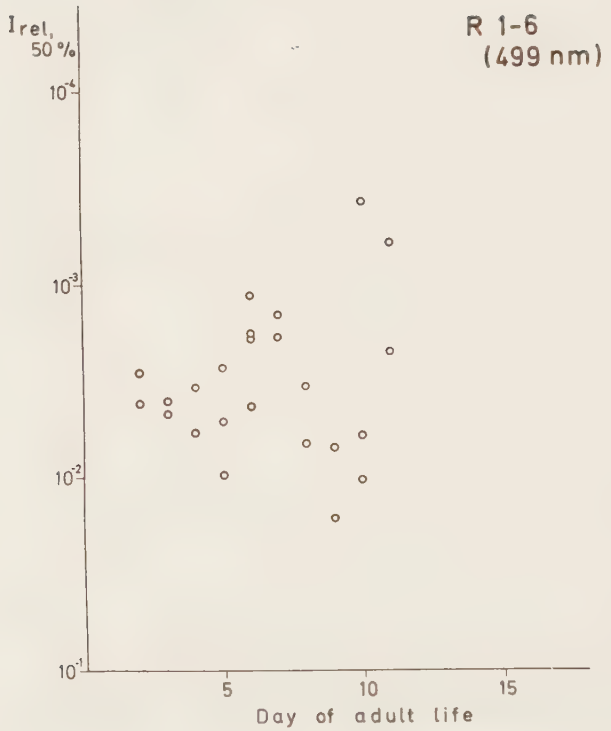

Fig. 49 $I_{rel,50\%}$ von R1-6 in Abhängigkeit vom Alter der Fliegen einer Generation, gemessen bei 499 nm (Schlüpfdatum und Regressionsgerade für die UV-Empfindlichkeit siehe Einsatz in Fig. 44).

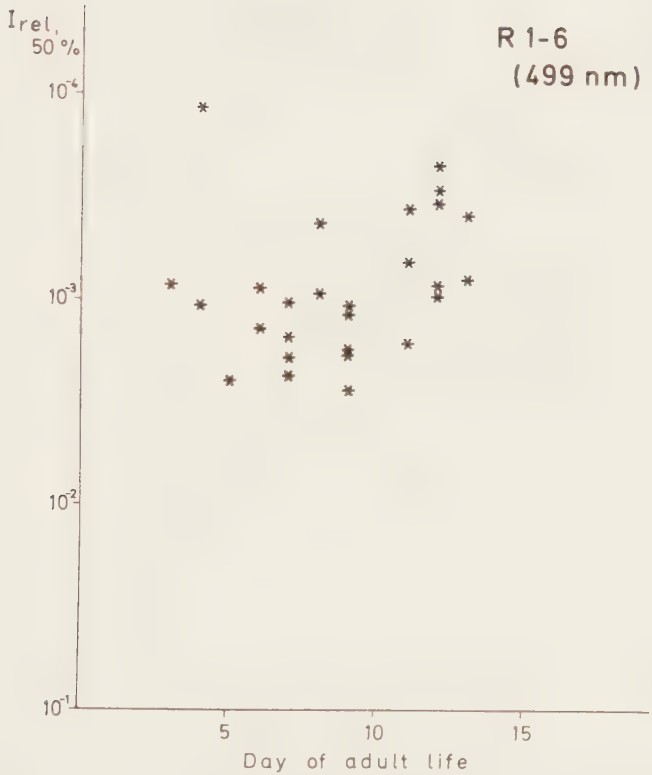

Fig. 50 $I_{rel,50\%}$ von R1-6 in Abhängigkeit vom Alter der Fliegen einer Generation, gemessen bei 499 nm. Weitere Erklärungen siehe Text von Fig. 49.

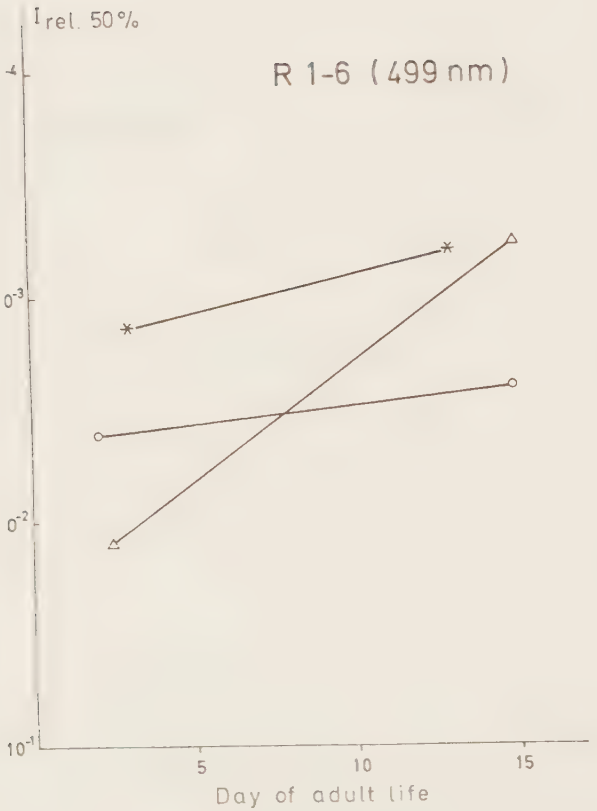

Fig. 51 Regressionsgeraden für den Anstieg von $I_{rel,50\%}$. Die Zeichen an den Regressionsgeraden entsprechen den in Fig. 48 - 50 gezeigten Fliegengenerationen.

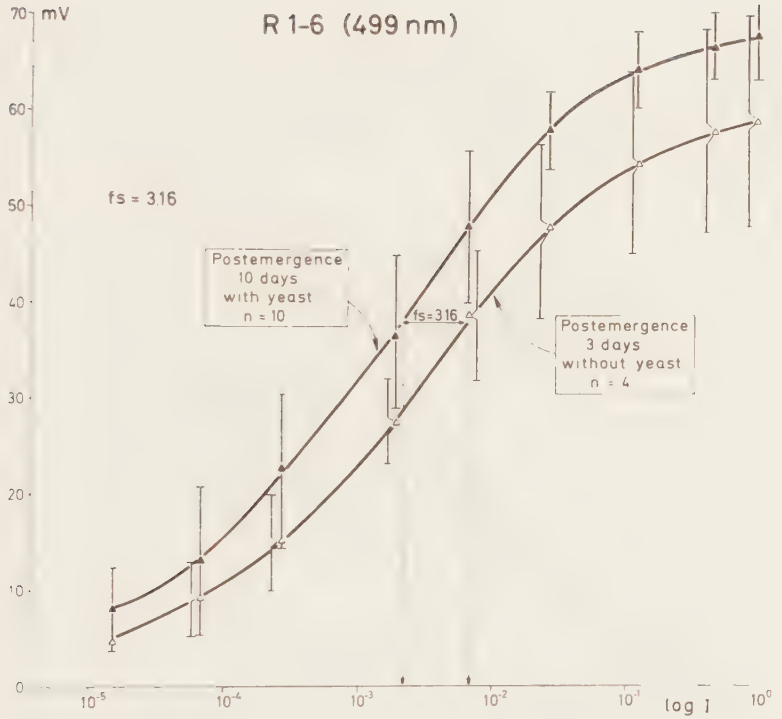

Fig. 52 Anstieg der Grünenpfindlichkeit der R1-6 von Fliegen einer Generation innerhalb von 7 Tagen (3. - 10. Tag nach dem Schlüpfen). Der Empfindlichkeitsanstieg wird durch die Verschiebung der Kennlinie von rechts (3 Tage alte Fliegen) nach links (10 Tage alte Fliegen) angezeigt. Die Kennlinien stammen aus der Generation von Fliegen, deren UV-Empfindlichkeiten in Fig. 41 und deren $I_{rel,50\%}$ in Fig. 48 eingetragen sind.

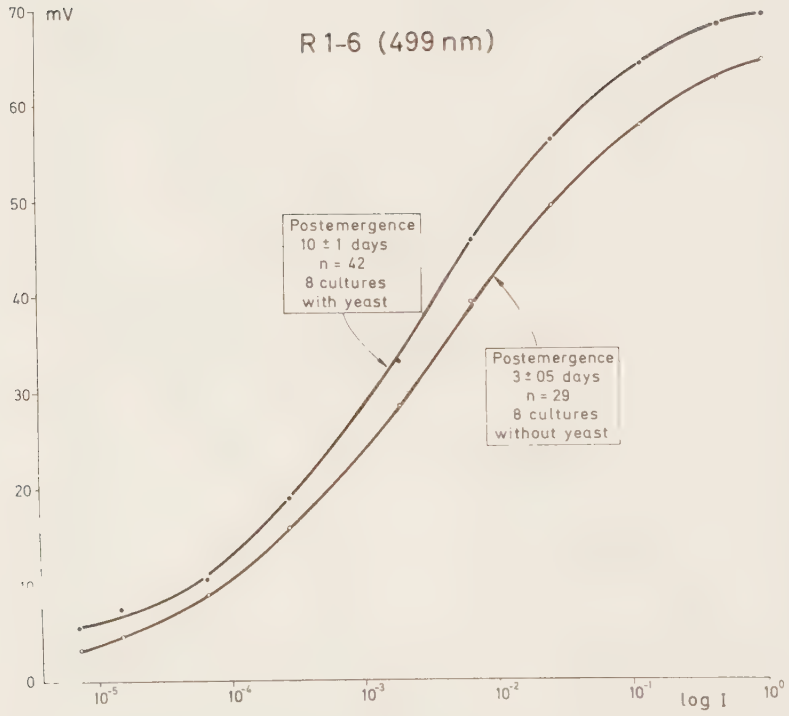

Fig. 53 Anstieg der Grünempfindlichkeit der R1-6 von Fliegen aus mehreren Generationen innerhalb eines Zeitraumes von 7 Tagen. Die Kennlinien für die 3 bzw. 10 Tage alten Fliegen wurden den Zuchten entnommen, deren UV-Empfindlichkeiten in Fig. 43 eingetragen sind.

Fig. 54 Relative UV-Empfindlichkeit von R7UB aus verschiedenen Generationen in Abhängigkeit vom Alter der Fliegen (Verhältnis vom UV-Maximum zum Maximum bei ca. 440 nm; siehe auch Fig. 41). Die Schlüpfdaten für die einzelnen Zuchten können dem Einsatz in Fig. 44 entnommen werden, Schlüpfdatum für ◆ = 27.8.78).

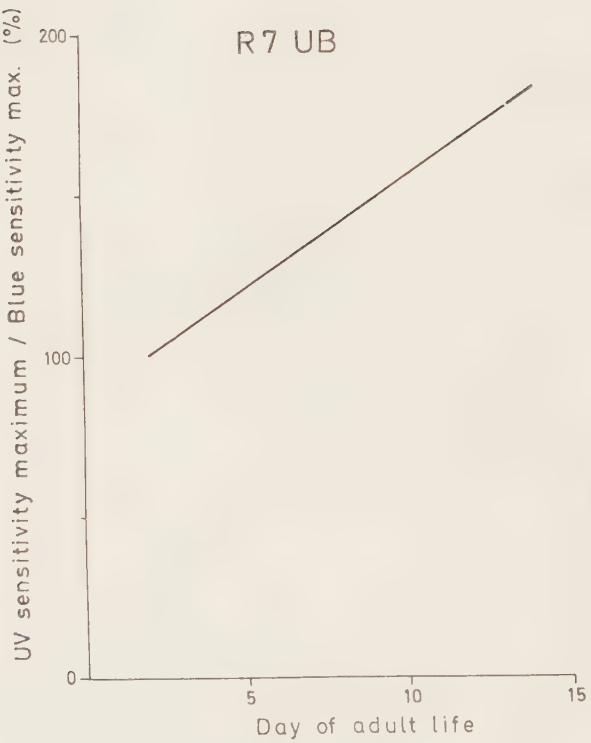

Fig. 55 Regressionsgerade zu Fig. 54.
n = 26, r = 0,637, Steigung = 6,8 %/Tag.

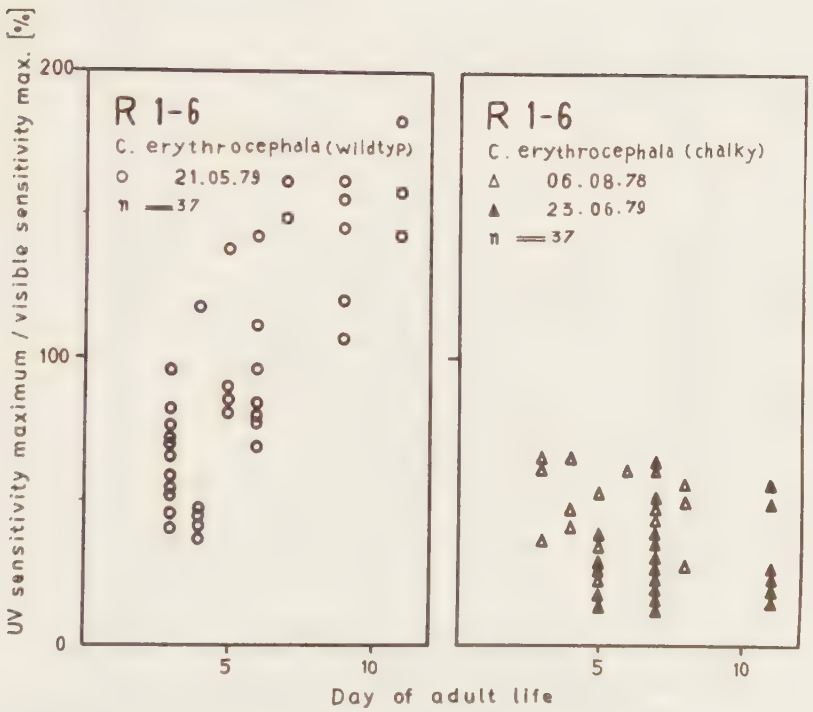

Fig. 56 Vergleich der Zunahme der relativen UV-Empfindlichkeit (V_{UG}) beim Wildtyp und bei der Mutante "Chalky" von C. erythrocephala. Weitere Erklärungen siehe Text.

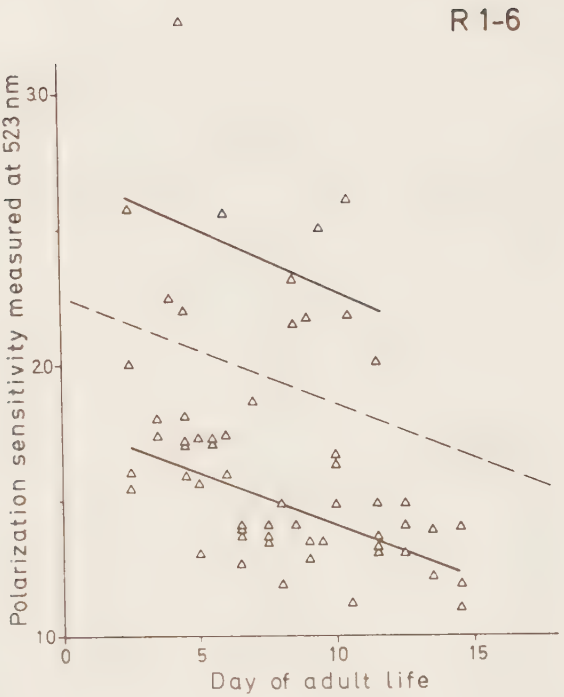

Fig. 57 Polarisationsempfindlichkeiten von R1-6 in Abhängigkeit vom Alter der Fliegen aus einer Generation, gemessen bei 523 nm. Die gestrichelte Linie stellt einen Versuch dar zur Einteilung der Meßwerte in eine Population mit hoher PS (H-Population) und in eine Population mit niedriger PS (L-Population). Für die H- und für die L-Population wurden die Regressionsgeraden getrennt berechnet (r_H = -0,42, Steigung$_H$ = -0,047/Tag; r_L = -0,65, Steigung$_L$ = -0,039/Tag).
Die untersuchten Fliegen gehören zu der Generation, von der sich entsprechende Daten in Fig. 41 und 48 befinden.

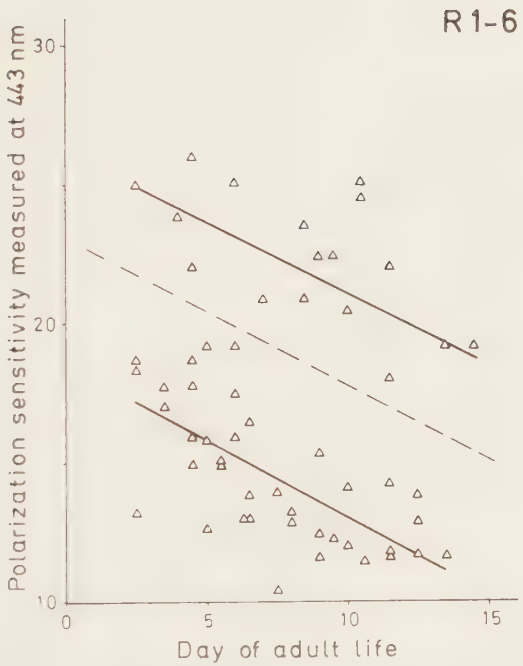

Fig. 58 Polarisationsempfindlichkeiten (PS) von R1-6 in Abhängigkeit vom Alter der Fliegen aus einer Generation, gemessen bei 443 nm. Weitere Erklärungen siehe Text von Fig. 58. Für die beiden Regressionsgeraden errechnen sich folgende Werte: r_H = 0,63, Steigung$_H$ = -0,044/Tag; r_L = 0,68, Steigung$_L$ = -0,055/Tag.
Fig. 57 und Fig. 58 sind Darstellungen von Meßwertpaaren. An jeder Zelle wurde die PS bei 523 nm (Fig. 57) und bei 443 nm (Fig. 58) bestimmt (siehe auch Fig. 60).

Fig. 59 H- und L-Histogramm.
Von den in Fig. 58 eingetragenen Werten werden die entsprechenden Werte der L-Regressionsgeraden (untere Regressionsgerade) abgezogen. Durch die Differenzbildung wird der zeitliche Trend eliminiert. Die so erhaltenen Differenzen ergeben im Histogramm die signifikant getrennten H- und L-Populationen.
Weitere Erklärungen siehe Text.

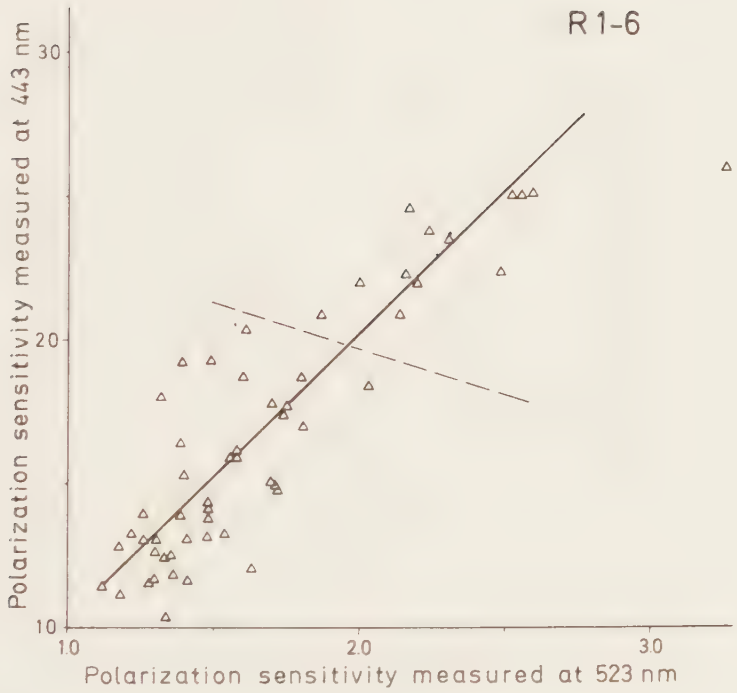

Fig. 60 Korrelogramm für die in den Fig. 57 und Fig. 58 eingetragenen Werte für die Polarisationsempfindlichkeit bei 523 nm bzw. 443 nm (r = 0,89, Steigung = 0,89). Weitere Erklärungen siehe Text.

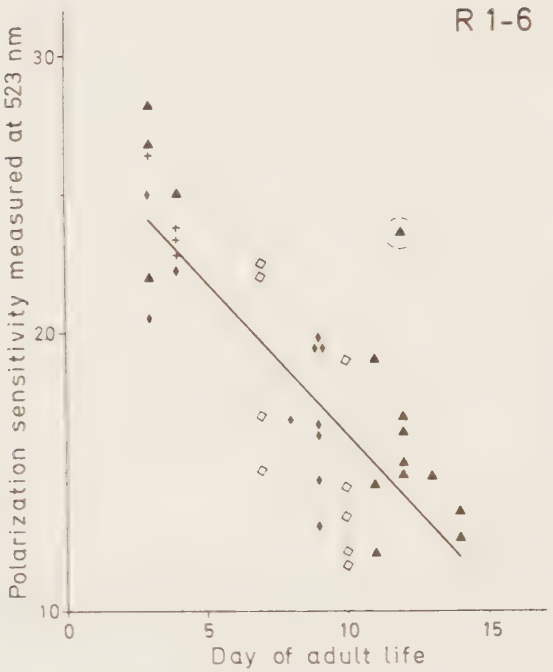

Fig. 61 Polarisationsempfindlichkeiten von R1-6 in Abhängigkeit vom Alter der Fliegen aus verschiedenen Generationen (siehe Einsatz Fig. 44), gemessen bei 523 nm (r = -0,83, Steigung = -0,11/Tag). Der eingekreiste Wert wurde nicht zur Berechnung der Regressionsgeraden herangezogen.

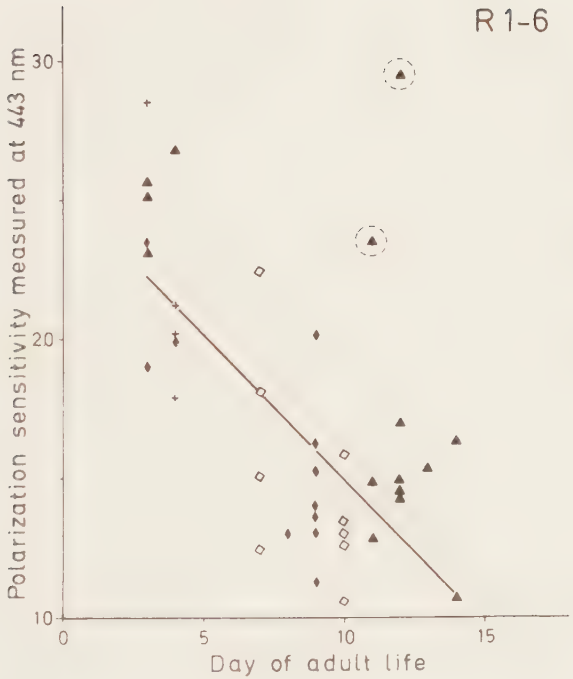

Fig. 62
Polarisationsempfindlichkeiten von R1-6 in Abhängigkeit vom Alter der Fliegen aus verschiedenen Generationen (siehe Einsatz Fig. 44), gemessen bei 443 nm ($r = -0{,}76$, Steigung = $-0{,}10$/Tag). Jedem Wert in dieser Darstellung entspricht ein entsprechender Wert in Fig. 61 und teilweise auch in Fig. 64. Die eingekreisten Werte wurden nicht zur Berechnung der Regressionsgeraden verwendet.

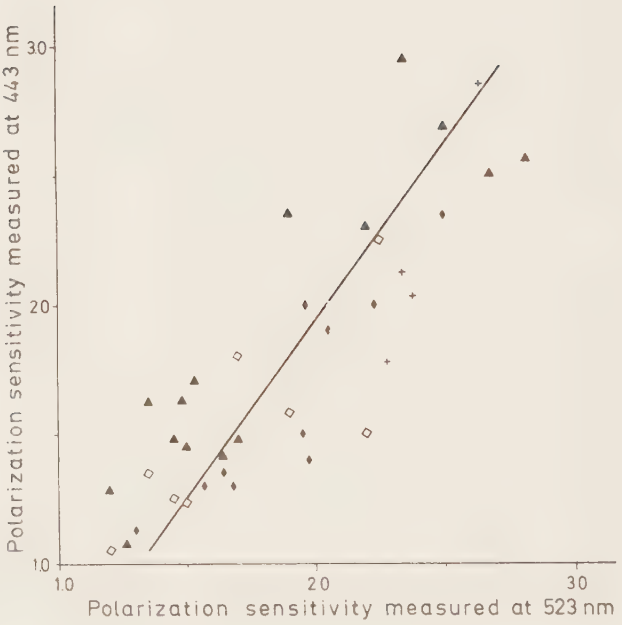

Fig. 63 Korrelogramm für die in Fig. 57 und Fig. 58 eingetragenen Werte für die Polarisationsempfindlichkeit bei 523 nm bzw. 443 nm (r = 0,84, Steigung = 0,72).

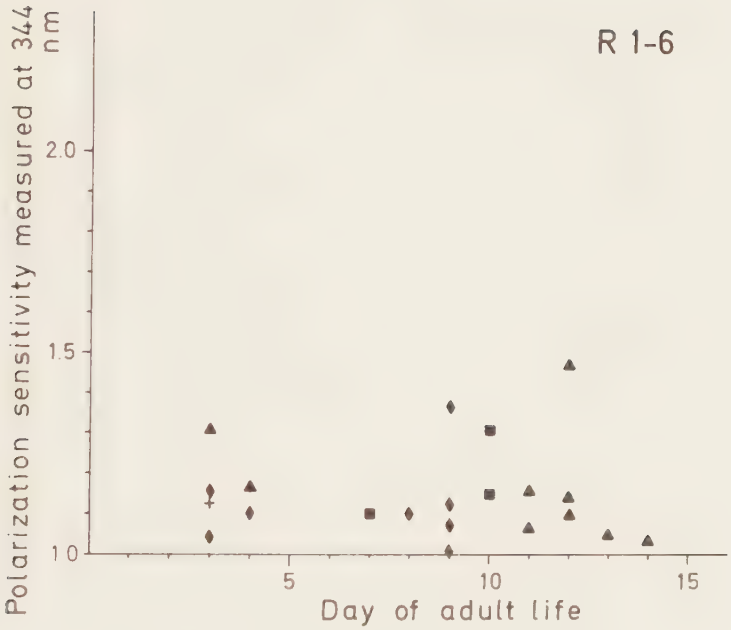

Fig. 64 Polarisationsempfindlichkeit von R1-6 in Abhängigkeit vom Alter der Fliegen aus verschiedenen Generationen (S. Einsatz Fig. 44), gemessen im UV bei 344 nm.

Fig. 65 Polarisationsempfindlichkeit von R7UB in Abhängigkeit vom Alter der Fliegen aus verschiedenen Generationen (siehe Einsatz Fig. 44), gemessen bei 523 nm.

Fig. 66 Polarisationsempfindlichkeit von R7UB in Abhängigkeit vom Alter der Fliegen aus verschiedenen Generationen (siehe Einsatz Fig. 44), gemssen bei 443 nm.

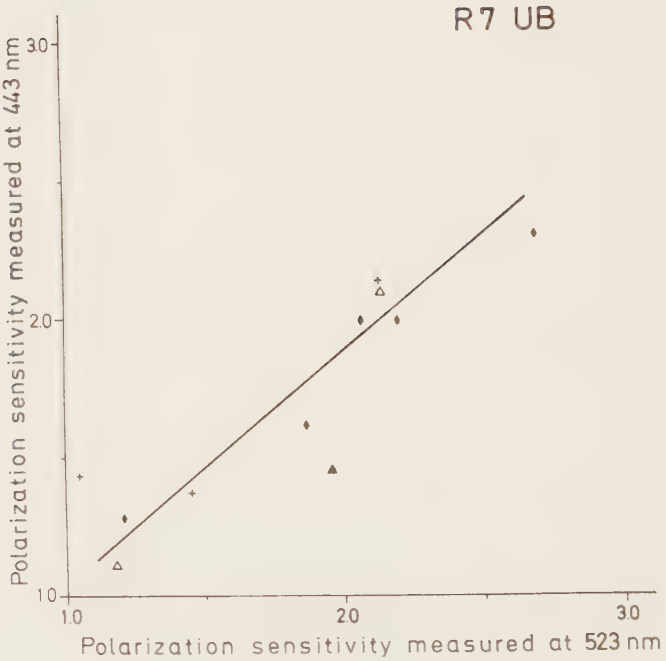

Fig. 67 Korrelogramm für die in Fig. 57 und Fig. 58 eingetragenen Polarisationsempfindlichkeiten bei 523 nm bzw. 443 nm (r = 0,90, Steigung= 0,12).

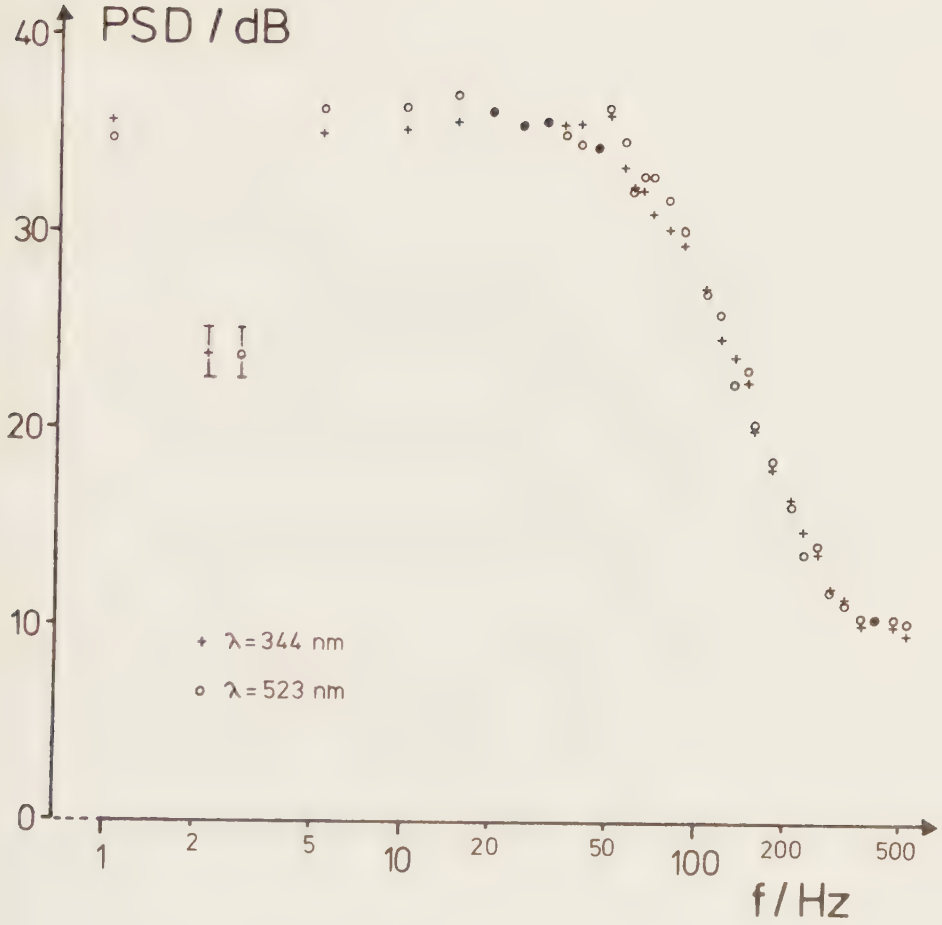

Fig. 68 Spektrale Leistungsdichte der Schwankungen des Belichtungspotentials (Rauschen) in Abhängigkeit von der Wellenlänge des Lichtes (344 nm und 523 nm). 0 dB entsprechen 1 $\mu V^2/Hz$. • ≙ + und o fallen zusammen.

Lebenslauf

18.02.1940	Geboren in Schen Jang (Provinz Liaoning) in China
1947-1953	Besuch der Grundschule in Liaoning
1953-1959	Besuch der Oberschule in Liaoning
1959-1960	Studium der Russischen Sprache am Pekinger Spracheninstitut
1960-1965	Studium der Biophysik an der Lomonossow-Universität in Moskau (UdSSR) an der Fakultät für Human- und Tierphysiologie
1965	Diplom in Biophysik
1965-1976	Naturwissenschaftler am Institut für Biophysik der Chinesischen Akademie der Wissenschaften in Peking
1976-1977	Studium der Deutschen Sprache am Pekinger Spracheninstitut
6.08.1977	Als DAAD-Stipendiat Sprachkurs für Deutsch am
30.09.1977	Goethe-Institut in Baubeuren
Seit Okt. 1977	Wissenschaftliche Arbeit bei Prof.Dr. Smola am Zoologischen Institut der Universität München
Seit WS 78	Studium der Biologie an der Universität München

(Kuo, Ai-ke)